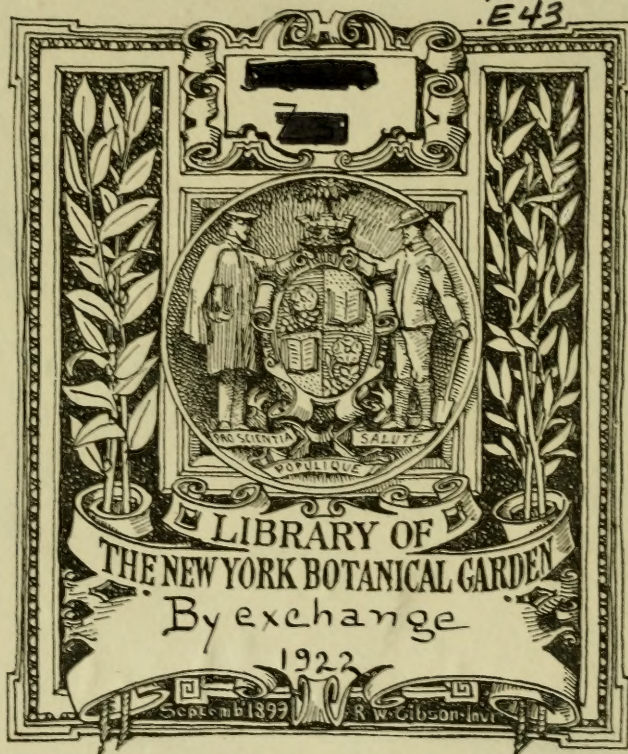






XZ  
E43













51.01  
231

# ZEITSCHRIFT FÜR BOTANIK

HERAUSGEGEBEN

VON

HANS KNIEP UND FRIEDRICH OLTMANNS

VIERZEHNTER JAHRGANG

MIT 80 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 6 TAFELN



JENA  
VERLAG VON GUSTAV FISCHER  
1922



^L  
,E43  
V. 14  
1922



## Autoren- und Sach-Register.

### I. Originalaufsätze.

- Bachmann, E., Zur Physiologie der Krustenflechten 193.  
Brauner, Leo, Lichtkrümmung und Lichtwachstumsreaktion 497.  
Czaja, A. Th., Die Fangvorrichtung der Utriculariablase 705.  
Hannig, E., Untersuchungen über die Harzbildung in Koniferennadeln 385.  
Huber, Gottfr., u. Nipkow, Fr., Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung von *Ceratium hirundinella* O. F. M. 337.  
Montfort, Camill, Die Wasserbilanz in Nährlösung, Salzlösung und Hochmoorwasser. Beiträge zu einer vergleichenden Ökologie der Moor- und Salzpflanzen 97.  
Nipkow, Fr., s. Huber, Gottfr. 337.  
Noack, Kurt, Physiologische Untersuchungen an Flavonolen und Anthocyanen 1.  
Rawitscher, F., Beiträge zur Kenntnis der Ustilagineen. II. 273.  
Renner, Otto, Die Wachstumsreaktionen bei Licht- und Schwerkraftreizung 449.  
Schmitt, Emma Maria, Beziehungen zwischen der Befruchtung und den postfloralen Blüten- bzw. Fruchtsielbewegungen bei *Digitalis purpurea*, *Digitalis ambigua*, *Althaea rosea* und *Linaria cymbalaria* 625.  
Schweidler, E., u. Sperlich, A., Die Bewegung der Primärblätter bei etiolierten Keimpflanzen von *Phaseolus multiflorus* 577.  
Sperlich, A., s. Schweidler, E. 577.  
Stern, Kurt, Zur Elektrophysiologie der Berberisblüte 234.

### II. Abbildungen.

#### a) Tafeln.

- Taf. I u. II zu Rawitscher, F., Beiträge zur Kenntnis der Ustilagineen. II.  
Taf. III u. IV zu Hannig, E., Untersuchungen über die Harzbildung in Koniferennadeln.  
Taf. V u. VI zu Schweidler, E., u. Sperlich, A., Die Bewegung der Primärblätter bei etiolierten Keimpflanzen von *Phaseolus multiflorus*.

#### b) Textfiguren.

- Bachmann, E., Zur Physiologie der Krustenflechten. Abb. 1 203, Abb. 1a 207, Abb. 2 210, Abb. 3 223, Abb. 4 229.  
Brauner, Leo, Lichtkrümmung und Lichtwachstumsreaktion. Abb. 1 505, Abb. 2 506, Abb. 3 507, Abb. 4 512, Abb. 5 528, Abb. 6 540.  
Czaja, A. Th., Die Fangvorrichtung der Utriculariablase. Abb. 1 708, Abb. 2 710, Abb. 3 712, Abb. 4 713, Abb. 5 u. 6 714, Abb. 7 u. 8 719, Abb. 9 720.  
Hannig, E., Untersuchungen über die Harzbildung in Koniferennadeln. Abb. 1 393, Abb. 2 394, Abb. 3 395.  
Huber, Gottfr., u. Nipkow, Fr., Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung von *Ceratium hirundinella* O. F. M. Abb. 1 340, Abb. 2 343, Abb. 3 346, Abb. 4 349, Abb. 5 350, Abb. 6 352, Abb. 7 354, Abb. 8 357, Abb. 9 359, Abb. 10 360, Abb. 11 361, Abb. 12 362.  
Montfort, Camill, Die Wasserbilanz in Nährlösung, Salzlösung und Hochmoorwasser. Kurve 1 118, Kurve 2 123, Kurve 3 u. 4 130, Kurve 5 133, Kurve 6 u. 7 136, Kurve 8 139.



- Rawitscher, F.**, Beiträge zur Kenntnis der Ustilagineen. II. Abb. 1 u. 2 286.
- Renner, Otto**, Die Wachstumsreaktionen bei Licht- und Schwerkraftreizung. Abb. 1 u. 2 455, Abb. 3 456, Abb. 4 458.
- Schmitt, Emma Maria**, Beziehungen zwischen der Befruchtung und den postfloralen Blüten- bzw. Fruchtsielbewegungen bei *Digitalis purpurea*, *Digitalis ambigua*, *Althaea rosea* und *Irinaria cymbalaria*. Abb. 1 628, Abb. 2 629, Abb. 3 u. 4 631, Abb. 5 u. 6 632, Abb. 7 u. 8 640, Abb. 9 643, Abb. 10 644, Abb. 11 bis 13 645, Abb. 14 646, Abb. 15 654, Abb. 16 u. 17 656, Abb. 18 658, Abb. 19 659, Abb. 20 660, Abb. 21 661, Abb. 22 666, Abb. 23 667, Abb. 24 668, Abb. 25 670, Abb. 26 671, Abb. 27 672, Abb. 28 673.
- Stern, Kurt**, Zur Elektrophysiologie der Berberisblüte. Abb. 1 235, Abb. 2 237, Abb. 3 239.
- ### III. Originalmitteilungen und Sammelreferate.
- Lehmann, E.**, Bemerkungen zu einem Referat Renners über meine Arbeit: Zur Terminologie und Begriffsbildung in der Vererbungslehre 173.
- ### IV. Besprechungen.
- Åkerman, Å.**, Untersuchungen über Bastarde zwischen *Epilobium hirsutum* und *Epilobium montanum* 301.
- , Speltlike Bud-Sports in common Wheat 477.
- Alverdes, Fr.**, Rassen- und Artbildung 683.
- Arber, E. A. N.**, and **Lawfield, F. W.**, On the external morphology of the stems of *Calamites*, with a revision of the British species of *Calamophloios* and *Dictyocalamites* of Upper carboniferous age 736.
- Bartlett, H. H.**, s. **Cobb, F.** 480.
- , s. **La Rue, C. D.** 480.
- Bauch, R.**, Kopulationsbedingungen u. sekundäre Geschlechtsmerkmale bei *Ustilago violacea* 561.
- Baur, E.**, Die wissenschaftlichen Grundlagen der Pflanzenzüchtung 300.
- Beach, W. S.**, Biologic Spezialisierung in the Genus *Septoria* 325.
- Beer, R.**, Notes on the cytology and genetics of the genus *Fuchsia* 474.
- Blaauw, A. H.**, Over de Periodiciteit van *Hyacinthus orientalis* 434.
- Blakeslee, A. F.**, A dwarf mutation in *Portulaca*, showing vegetative reversions 477.
- , **Cartledge, J. L.**, and **Welch, D. S.**, Sexual Dimorphism in *Cunninghamella* 326.
- Blum, G.**, s. **Ursprung, A.** 314.
- Blumer, S.**, Beiträge zur Spezialisierung der Erysiphe horridula Lév. auf Boraginaceen 485.
- Boas, F.**, u. **Merkenschlager, F.**, Versuche über die Anwendung kolloid-chemischer Methoden in der Pflanzenpathologie 486.
- , **Fr.**, Untersuchungen über Säurewirkung und Bildung löslicher Stärke bei Schimmelpilzen. II. Teil 614.
- Böttger, Hildegard**, Über die Giftwirkung der Nitrate auf niedere Organismen 427.
- Boresch, K.**, Die komplementäre chromatische Adaptation 568.
- , Die wasserlöslichen Farbstoffe der Schizophyceen 570.
- Bos, E. C. van den**, Action stimulante des sels azotés sur la germination de l'*Amarantus caudatus* 310.
- Braun, H.**, u. **Cahn-Bronner, C. E.**, Über die synthetischen Fähigkeiten pathogener Bakterien und ihr biologisches Verhalten unter einfachen Ernährungsbedingungen 327.
- Briosi, G.**, e **Farneti, R.**, Sulla moria dei castagni (mal dell' inchiostro) 426.
- Buchholz, John T.**, Embryo development and polyembryony in relation to the phylogeny of Conifers 745.
- Buchner, P.**, Tier und Pflanze in intrazellulärer Symbiose 598.
- Cahn-Bronner, C. E.**, s. **Braun, H.** 327.
- Carpentier, A.**, Notes d'excursions paléobotaniques à Chalonnes et Montjean (Maine et Loire) 557.
- , Contribution à l'étude des fructifications du Culm de Mouzeil (Loire-Inférieure) 557.
- Cartledge, J. L.**, s. **Blakeslee, A. F.** 326.
- Chamberlain, Charles J.**, Growth rings in a Monocotyl 433.
- , **S.**, The living Cycads and the phylogeny of seed plants 746.

- Cobb, F., A case of mendelian inheritance complicated by heterogameteism and mutation in *Oenothera pratincola* 480.
- , and Bartlett, H. H., On Mendelian inheritance in crosses between mass-mutating and non mass-mutating strains on *Oenothera pratincola* 480.
- Cockayne L., The Vegetation of New Zealand 463.
- Collander, Runar, Über die Permeabilität pflanzlicher Protoplasten für Sulfosäure-Farbstoffe 308.
- Compter, G. sen., unter Beihilfe von S. und G. Compter. Aus der Urzeit der Gegend von Apolda und aus der Vorgeschichte der Stadt 737.
- Coulter, John M., u. Land, W. J. G., A homosporous american *Lepidostrobos* 431.
- Cribbs, J. E., Ecology of *Tilia americana*. II. Comparative studies of the foliar transpiring power 318.
- Crozier, W. J., Intracellular Acidity in *Valonia* 84.
- Czapek, Friedr., Biochemie der Pflanzen 75.
- Deecke, W., Phytopaläontologie und Geologie 730.
- Demeter, K., Vergleichende Asclepiadaceenstudien 700.
- Dunn, Grace A., A study of the Development of *Dumontia filiformis*. I. The Development of the Tetraspores 374.
- , Development of *Dumontia filiformis*. II. Development of sexual plants and general discussion of results 374.
- Dutt, C. P., *Pityostrobos macrocephalus* L. and H., a tertiary cone showing ovular structures 740.
- Edwards, W. N., Fossil coniferous woods from Kerguelen islands 553.
- , On a small Bennettitalean flower from the Wealden of Sussex 554.
- , Note on *Parca decipiens* 554.
- Engler, A., Die Pflanzenwelt Afrikas, insbesondere seiner tropischen Gebiete 690.
- Farneti, R., Sopra il „brusone“ del riso. Note postume 330.
- , s. Briosi, G. 426.
- Fischer, Gustav, Die Veröffentlichungen der Verlagsbuchhandlung während der Jahre 1914—1919 80.
- , H., Physiologische Leistungen primitivster Organismen in ihrer stammesgeschichtlichen Bedeutung 425.
- Fitting, H., Jost, L., Schenck, H., u. Karsten, G., Lehrbuch der Botanik für Hochschulen 78.
- Fries, Th. C. E., s. Rietz, G. E. du 696.
- Gailey, W. R., s. Langdon, S. C. 90.
- Gardner, W. A., Effect of Light on Germination of Light-Sensitive seeds 564.
- Gilmore, Jane, s. Johnson, Th. 736.
- Ginsburg, S., s. Knudson, L. 85.
- Gothan, W., Potoniés Lehrbuch der Paläobotanik 465.
- Grafe, V., Chemie der Pflanzenzelle 572.
- Guilliermond, A., Sur le chondriome de la cellule végétale. A propos d'une note récente de M. Dangeard 320.
- Guttenberg, H. v., Untersuchungen über den Phototropismus der Pflanzen. III. Gibt es ein Sinusgesetz des Phototropismus? 319.
- Haas, A. R. C., s. Osterhout, W. J. V. 179.
- Haase-Besell, G., Digitalisstudien II. 476.
- Halle, Th. G. On the Sporangia of some mesozoic ferns 262.
- Harris, J. Arthur, On osmotic concentrations of the tissue fluids of phanerogamic epiphytes 305.
- Haupt, A. W., Gametophyte and sex organs of *Reboulia hemisphaerica* 262.
- , Embryogenie and sporogenesis in *Reboulia hemisphaerica* 262.
- Heimann-Winowar, Paula, Beiträge zur Embryologie von *Colchicum autumnale* L. 432.
- Henrici, M., Zweigipflige Assimilationskurven. Mit spezieller Berücksichtigung der Photosynthese von alpinen phanerogamen Schattenpflanzen und Flechten 250.
- Höfler, K., Ein Schema für die osmotische Leistung der Pflanzenzelle 307.
- , u. Stiegler, A., Ein auffälliger Permeabilitätsversuch in Harnstofflösung 307.
- Hörich, O., Über *Protasolanus*, eine neue *Lepidophytengattung* aus dem deutschen Culm und über die Gattung *Asolanus* Wood 740.
- Huber, Bruno, Zur Biologie der Torfmoorchidee *Liparis Loyseli* Rich. 747.
- Hunziker, Jacob, Beiträge zur Anatomie von *Rafflesia Patma*. Bl. 439.



- Janse, J. M., La polarité des cellules. cambiennes 562.
- Johnson, Th., The male flowers or microstrobilus of *Ginkgoanthus Phillipsii* 736.
- , The occurrence of *Dewalquea* in the coal bore at Washing-bay 736.
- , and Gilmore, Jane, The occurrence of a *Sequoia* et Washing-bay 736.
- Jost, L., s. Fitting, H. 78.
- Kappert, H., Untersuchungen über den Merkmalskomplex glatte - runzlige Samenoberfläche bei der Erbse 478.
- Karsten u. Schenk, Vegetationsbilder 79.
- , G., s. Fitting, H. 78.
- Kidston, R., and Lang, W. H., On old red sandstone plants showing structure from the Rhynie chert bed, Aberdeenshire. III. *Asteroxylon Mackiei* Kidston and Lang 555.
- , —, On old Red sandstone plants from the Rhynie chert bed, Aberdeenshire. IV. Restorations of the vascular cryptogams and discussion of their bearing on the general morphology of the Pteridophyta and the origin of the organisation of land plants 732.
- , —, On old red sandstone plants showing structure, from the Rhynie chert bed, Aberdeenshire. V. The Thallophyta occurring in the peat bed; the succession of the plants throughout a vertical section of the bed, and the conditions of accumulation and preservation of the deposit 733.
- Knoll, Fritz, Insekten und Blumen. Experimentelle Arbeiten zur Vertiefung unserer Kenntnisse über die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Tieren 617.
- Knowlton, F. H., Evolution of geologic climates 550.
- Knudson, L., and Ginsburg, S., Suggestions with respect to the measurement of osmotic pressure 85.
- , R., Nonsymbiotic Germination of Orchid Seeds 748.
- Korschelt, E., Lebensdauer, Altern und Tod 679.
- Kräusel, R., Ist *Taxodium distichum* oder *Sequoia sempervirens* Charakterbaum der deutschen Braunkohle? 553.
- , Über einige Pflanzen aus dem Keuper von Lunz (Nieder-Österr.) 554.
- Kräusel, R., Fossile Hölzer aus dem Tertiär von Sumatra. In Beitr. zur Geologie und Paläontologie von Süd-Sumatra. Herausgeg. von A. Tobler, Basel 734.
- , Über einen fossilen Baumstamm von Bolang (Java), ein Beitrag zur Kenntnis der fossilen Flora von Niederländisch-Indien 735.
- , Paläobotanische Notizen V, VI. V. Über einige fossile Koniferenhölzer 735.
- , VI. Der Bau des Wundholzes bei fossilen und rezenten *Sequoien* 735.
- , Die Nahrung von *Trachodon* 735.
- Kubart, B., Ist *Taxodium distichum* oder *Sequoia sempervirens* Charakterbaum der deutschen Braunkohle? 553.
- Kühn, A., Morphologie der Tiere in Bildern 464.
- Küster, Ernst, Anleitung zur Kultur der Mikroorganismen 558.
- , Botanische Betrachtungen über Alter und Tod 676.
- Kunkel, L. O., A possible causative agent for the mosaic disease of corn 428.
- Kupper, Walter, s. Renner, Otto 470.
- Land, W. J. G., s. Coulter, John M. 431.
- Lang, W. H., s. Kidston, R. 555, 732, 733.
- Langdon, S. C., and Gailey, W. R., Carbon Monoxide a Respiration-Product of *Nereocystis luetkeana*. 90.
- La Rue, C. D., and Bartlett, H. H., Matroclinal inheritance in mutation crosses of *Oenothera Reynoldsii* 480.
- Lawfield, F. W., s. Arber, E. A. N. 736.
- Leeuwen, Docters van W., The galls of „Krakatau“ and „Verlaten eiland“ (desert island) in 1919 430.
- Lindau, G., Kryptogamenflora für Anfänger. II. Band. 1. Abteil. Die mikroskopischen Pilze 701.
- Lehmann, Ernst, Bemerkungen zu einem Referat Renners über meine Arbeit: Zur Terminologie und Begriffsbildung in der Vererbungslehre 173.
- Lundegårdh, H., Zelle und Cytoplasma 548.
- , Zur Theorie der phototropischen Perzeption 566.
- Lundquist, G., Fossile Pflanzen der Glossopteris-Flora aus Brasilien 263.

- Lutman, B. F., Osmotic pressures in the potato plant at various stages of growth 306.
- Luyten, Ida, De Periodiciteit van de Knopontwikkeling bij den Pruim 434.
- , en Versluys, Martha C., De Periodiciteit van de Knopontwikkeling bij Rhododendron, Azalea en Syringa 434.
- Mast, S. O., The relation between Spectral Color and Stimulation in the lower Organisms 183.
- , Effects of Chemicals on reversion in orientation to light in the colonial form, *Spondylomorom quaternarium* 183.
- , Reversion in the sense of orientation to light in the colonial forms, *Volvox globator* and *Pandorina morum* 183.
- Meisenheimer, J., Geschlecht und Geschlechter im Tierreiche. I. Die natürlichen Beziehungen 299.
- Merkenschlager, F., s. Boas, F. 486.
- Metzner, P., Zur Mechanik der Geißelbewegung 321.
- Mevius, W., Beiträge zur Physiologie „kalkfeindlicher“ Gewächse 253.
- Meyer, Arthur, Morphologische und physiologische Analyse der Zelle der Pflanzen und Tiere. Grundzüge unseres Wissens über den Bau der Zelle und über dessen Beziehungen zur Leistung der Zelle. Zweiter Teil, erste Lieferung: Die Bewegung des normalen Zytoplasmas, die Metabolie des Zytoplasmas, die alloplasmatischen Gebilde und die Muskelzelle 77.
- Möller, H. P., Rhythmische Fällungserscheinungen in pflanzlichen Zellmembranen 559.
- Molisch, Hans, Mikrochemie der Pflanze 76.
- , Anatomie der Pflanzen 373.
- Morgan, Th. H., Die stoffliche Grundlage der Vererbung 467.
- Morstatt, H., Bibliographie der Pflanzenschutzliteratur. Die Jahre 1914 bis 1919 484.
- , Bibliographie der Pflanzenschutzliteratur. Das Jahr 1920 484.
- Müller, Fritz, Werke, Briefe und Leben 680.
- Nordhausen, M., Weitere Beiträge zum Saftsteigeproblem 317.
- Oehlkers, F., Vererbungsversuche an Oenotheren I. 483.
- , Die postfloralen Krümmungen des Blütenstieles von *Tropaeolum majus* und das Problem der Umstimmung 566.
- Osterhout, W. J. V., A comparative study of permeability in plants 84.
- , A comparison of permeability in plants and animal cells 83.
- , A demonstration of photosynthesis 181.
- , A method of studying respiration 89.
- , Antagonism between alcaloids and salts in relation to permeability 82.
- , Decrease of permeability and antagonistic effects caused by bile salts 82.
- , und andere, Comparative studies on respiration 86.
- , und Haas, A. R. C., On the dynamics of photosynthesis 179.
- Osvald, H., s. Rietz, G. E. du 696.
- Pack, A. D., After-Ripening and Germination of *Juniperus* Seeds 562.
- Penzig, O., Pflanzenteratologie 78.
- Pfeffer, W., Osmotische Untersuchungen. Studien zur Zellmechanik 78.
- Pinkhof, Een nieuwe methode voor het registreren van de veranderingen in den openingstoestand der huidmendinges 487.
- Potthoff, Heinz, Zur Entwicklungsgeschichte der Gattungen *Chromatium* und *Spirillum* 425.
- Prell, H., Anisogamete, Heterogamete und Aëthogamete als Wege zur Förderung der *Amphimixis* 687.
- Rasmuson, Hans, Beiträge zu einer genetischen Analyse zweier *Godetia*-Arten und ihrer Bastarde 303.
- Renier, A., Decouverte d'échantillons fertiles d'*Omphalophloios anglicus* Stbh. sp. 555.
- Renner, Otto, u. Kupper, Walter, Artkreuzungen in der Gattung *Epilobium* 470.
- Riede, Wilhelm, Untersuchungen über Wasserpflanzen 256.
- Rietz, G. E. du, Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensozilogie 696.
- , Fries, Th. C. E., u. Tengwall, T. Å., Vorschlag zur Nomenklatur der soziologischen Pflanzengeographie 696.



- Rietz, G. E. du, Fries, Th. C. E., Osvald, H., und Tengwall, T. Å., Gesetze der Konstitution natürlicher Pflanzengesellschaften 696.
- Romell, L. G., Notes on the embryology of *Salsola Kali* L. 261.
- , Parallelvorkommen gewisser Boleten und Nadelbäume 560.
- Rübel, E., Geobotanische Untersuchungs-Methoden 695.
- Ruttner, Fr., Das elektrolytische Leitvermögen verdünnter Lösungen unter dem Einfluß submerser Gewächse I. 602.
- Sahni, B., On an Australian specimen of *Clepsydropsis* 739.
- Salisbury, E. J., Variation in *Eranthis hiemalis*, *Ficaria verna*, and other members of the Ranunculaceae, with Special Reference to Trimery and the Origin of the Perianth 259.
- , Variation in *Anemone apennina*, L. and *Clematis vitalba*, L., with Special Reference to Trimery and Abortion 259.
- Schaxel, J., Untersuchungen über die Formbildung der Tiere 681.
- Schenk, s. Karsten 79.
- , H., s. Fitting, H. 78.
- Schoen, Max, Entwicklungsgesch. cytologische Untersuchungen über die Pollenbildung und Bestäubung bei einigen Burmannia-Arten 439.
- Scott, D. H., The present position of the theory of descent, in relation to the early history of plants 551.
- , The relations of the seed plants to the higher cryptogams 552.
- Seifriz, William, Observations on some physical properties of protoplasm by aid of microdissection 82.
- Skottsberg, Carl, Botanische Ergebnisse der schwedischen Expedition nach Patagonien und dem Feuerlande 1907—1909. VIII. Marine Algae, 1. Phaeophyceae 422.
- Sorauer, P., Handbuch der Pflanzenkrankheiten 79.
- , Handbuch der Pflanzenkrankheiten. Vierte, vollständig neu bearbeitete Auflage, zweiter Band: „Die pflanzlichen Parasiten“. Erster Teil. Unter Mitwirkung von Regierungsrat Dr. E. Riehm herausgegeben von Prof. Dr. G. Lindau 701.
- Stark, P., Weitere Untersuchungen über das Resultantengesetz beim Haptotropismus (mit besonderer Berücksichtigung physiologisch nicht radiärer Organe) 488.
- Steinmann, G., Rhätische Floren und Landverbindungen auf der Südhälfte 430.
- Stiegler, A., s. Höfler, K. 307.
- Stoklasa, J., Über die Verbreitung des Aluminiums in der Natur und seine Bedeutung beim Bau und Betriebsstoffwechsel der Pflanzen 615.
- Stopes, M. C., The missing link in *Osmundites* 739.
- Tengwall, T. Å., s. Rietz, G. E. du 696.
- Tischler, G., Allgemeine Pflanzenkaryologie 548.
- Torrey, R. E., Telephragmoxylon and the origin of woodparenchyma 738.
- Tröndle, A., Untersuchungen über das Sinusgesetz bei den geotropischen Reaktionen von *Lepidium* 319.
- Umiker, Otto, Entwicklungsgesch. cytologische Untersuchungen an *Helosis guyanensis* Rich. 439.
- Ursprung, A., Zur Kenntnis der Saugkraft V. Eine Methode zur Bestimmung des Widerstandes, den der Boden der Wasserabsorption durch die Wurzel entgegensetzt 314.
- , u. Blum, G., Zur Kenntnis der Saugkraft IV. Die Absorptionszone der Wurzel. Der Endodermisprung 314.
- Versluys, Martha C., s. Luyten, Ida 434.
- Vogel, J., u. Zipfel, Beiträge zur Frage der Verwandtschaftsverhältnisse der Leguminosen-Knöllchenbakterien u. deren Artbestimmung mittels serologischer Untersuchungsmethoden 330.
- Walter, Heinr., Über Perldrüsenbildung bei Ampelideen 324.
- Warburg, O., Die Pflanzenwelt. 3. Bd. Dikotyledonen. Myrtenartige Gewächse (Myrtales) bis Glockenblumenartige Gewächse (Campanulatae) und Monokotyledonen 372.
- , Physikalische Chemie der Zellatmung. 604.
- Waterhouse, W. L., Studies in the Physiology of Parasitism. VII. Infection of *Berberis vulgaris* by *Sporidia* of *Puccinia graminis* 560.
- Weber, Friedl., Über die Winterruhe der Holzgewächse 316.
- , van Bosse Mme Dr. A., Liste des Algues du Siboga. II. Rhodophyceae. Première Partie. Protofloridae, Nematinales, Cryptonemiales 377.

- Welch, D. S., s. Blakeslee, A. F. 326.  
Wells, B. W., Evolution of Zooecidia 429.  
Wieland, G. R., Distribution and relationships of the Cycadeoids 742.  
—, Monocarpy and Pseudomonocarpy in the Cycadeoids 741.  
Wientjes, K., Accélération de la germination sous l'influence des acides 310.  
Will, H., Die Grenztemperaturen für die Vermehrungs- und Lebensfähigkeit der Saccharomyceten und die bei diesen auftretenden Zellformen und Zellgrößen als diagnostisches Merkmal 484.  
Winterstein, Handbuch der vergleichenden Physiologie 305.  
Wisselingh, C. von, Untersuchungen über Osmose 80.  
Wright, R. C., An apparatus for determining small amounts of carbon dioxide 181.  
Zalessky, M. D., Sur le sapropélite marin de l'âge silurien formé par une algue cyanophycée 558.  
—, Über einen durch eine Zyanaalge gebildeten marinen Sapropel silur. Alters (Kuckersit) 558.  
Ziehen, Th., Die Beziehungen der Lebenserscheinungen zum Bewußtsein 297.  
Zipfel, s. Vogel, J. 330.  
Zollikofer, Clara, Über den Einfluß des Schwerereizes auf das Wachstum der Koleoptile von *Avena sativa* 490.  
—, Über die tropistische Wirkung von rotem Licht auf Dunkelpflanzen von *Avena sativa* 249.  
Zwicker, Lynst J. J., L'action des enzymes amylolytiques sur les grains d'amidon naturels. et la structure colloïdale de l'amidon 608.
- V. Verzeichnis der Autoren,**  
deren Schriften nur dem Titel nach angeführt sind.
- Abderhalden, E. 186, 189, 384.  
—, und Fodor, A. 186, 189.  
—, F. 336.  
Adams, J. F. 192, 752.  
Afanassjewa, M. 267, 269.  
Aitken, R. D. 379.  
Åkerman, Å. 187.  
Alexnat, W. 447.  
Allorge, A. P. 269.  
—, P. 624.  
Almqvist, E. 271.  
—, S. 190.  
Alverdes, Fr. 92.  
American phyto-pathological Society 192.  
Amorre, M. A. 623.  
Anderson, F. 750.  
Aoi, K. 752.  
Arber, A. 94, 443, 621.  
Arbost, J. 271.  
Argaud, R. 620.  
Armand, L. 265, 267.  
Armstead, J. 621.  
Armstrong, S. F. 622, 623.  
Aronowsky, A. 622.  
Arthur, J. C. 334.  
Asahina, K., und Fujita, A. 702.  
Asher, L. 442.  
Astre, G. 271.  
Atkins, W. R. G. 621.  
Baas-Becking, L. G. M. 574.  
Rabowitz, K. 272.  
Bachmann, E. 379, 382.  
—, F. 702.  
—, H. 573.  
Ball, C. R. 94.  
Ballard, C. W. 91.  
Baly, E. C. C. 621.  
Bánó, E. de 384.  
Bateson, W. 267, 493.  
—, and Gairdner, A. E. 622.  
Bauch, R. 333, 334.  
Bauer, R. 702.  
Bavink, B. 332.  
Beauverie, J. 185, 188, 334, 446.  
Becher, S. 336, 384.  
Becherer, A. 447.  
—, und Gyhr, M. 624.  
Bechtel, A. R. 265, 379.  
Beck, G. 447.  
Becker, W. 270.  
Beckmann, E. 335.  
Beer, R. 622.  
Behrens, J. 189.  
Beijerinck, M. W. 442.  
Bélar, K. 93.  
Bell, A. G. 622.  
Bellows, M. 749.  
Benecke, W. 752.  
Benedict, R. C. 622.  
Benedikt, Ch. 382.  
Bequaert, J. 268.  
Berend 383.  
Berge, O. 93.



- Bernard, M. 90.  
 Bernatzky, J. 192.  
 Berndl, R. 335.  
 Bernhard, Ch. 189.  
 Bersa, E. 91.  
 Bertrand, G., et Rosenblatt, Mine M. 621.  
 Bethe, A. 492.  
 Bews, J. W. 335.  
 Bezssonoff 266, 272.  
 Biedermann, W., und Ruela, A. 266.  
 Binning, A. 191.  
 Bioret, G. M. 189, 703.  
 Biswas, K. 750.  
 Bitter, G. 495.  
 Blackman, V. H. 186.  
 Blake, S. F. 190, 495.  
 Blakeslee, A. F. 267, 444, 493.  
 —, Cartledge, J. L., and Welch, D. S. 93.  
 —, Welch, D. S., and Cartledge, J. L. 189.  
 Blaringhem, L. 267, 444.  
 Blatter, E. 383.  
 Bloch, E. 266.  
 Blochmann, F. 192.  
 Blomquist, H. L. 495.  
 Blum, G. 492.  
 Bluener, S. 333, 334, 703.  
 Boas, F. 446, 492, 621.  
 —, und Merckenschlager, F. 332, 335.  
 Bode, G., und Hembd, K. 186.  
 Boeshore, J. 447.  
 Bolaffio, C. 573.  
 Bouly de Lesdain 269.  
 Boresch, K. 266, 268, 575, 752.  
 Børgesen, F. 494.  
 Bornmüller, J. 270, 271, 447.  
 Borza, Al. 272, 382, 384.  
 Borzi, A. 702.  
 Boshnakian, S. 445.  
 Boskamp, E. 750.  
 Bourdot, H., et Galzin, A. 446.  
 Bouygues, H. 186.  
 Bower, F. O. 186.  
 Brand, A. 190.  
 Brandt 272.  
 Braun-Blanquet, J. 335.  
 Brauner, L. 621.  
 Bremekamp, C. E. B. 379.  
 Brenchley, W., and Jackson, V. G. 91.  
 Bresslau, E. 96.  
 Breuer, R. 573.  
 Bridges, C. B. 493.  
 Brocadet, A. P. 272.  
 Brooks, M. M. 379, 443.  
 Browne, J. M. P. 704.  
 Brudny, V. 704.  
 Brühl, P., and Biswas, K. 750.  
 Bruns, F. 448.  
 Brunswik, H. 749.  
 Brutschy, A. 445.  
 Bruynoghe, R. 93, 189.  
 Bubak, Fr. 269.  
 Bub-Bodmar, F., und Tilger, B. 752.  
 Buch, H. 443, 621, 623.  
 Buchanan, R. E. 574.  
 Buchheim, A. 333, 334, 494.  
 Buchholz, J. T. 444.  
 Buchner, P. 333, 334.  
 Buckholder, W. H. 189, 192.  
 Bugnon, P. 190, 443.  
 Burmester, H. 96.  
 Buscalioni, L. 379.  
 Butkewitsch, W. 573, 574.  
 Caballero, A. 623.  
 Cahn-Bronner, C. F. 379.  
 Cajander, A. K. 383.  
 Cameron, A. T., and Hollenberg, M. S. 492.  
 Camps, C. 495.  
 Camus, A. 190.  
 —, G., et Camus, A. 190.  
 Carpentier, A. 448, 624.  
 Carrero, J. O. 379.  
 Cartledge, J. L. 93, 189.  
 Catoire 621.  
 Caullery, M. 443.  
 Chamberlain, Ch. J. 186.  
 Chambers, R. 185, 187.  
 Chatton, E. 445.  
 Chauveaud, G. 266.  
 Chemin, E. 623.  
 Chodat, R. 574.  
 Cholodny, N. 332.  
 Christie, W. 267.  
 Church, A. H. 189, 269.  
 Cieslar, Ad. 272.  
 Clausen, J. 267, 623.  
 Claußen, P. 94, 446.  
 Clements, F. E. 443, 751.  
 Cockayne, L. 191.  
 Cohn, E. J. 749.  
 Collier, W. A. 185, 187.  
 Collins, E. J. 703.  
 Combes, R. 443.  
 Conwentz, H. 335.  
 Cook, M. T. 272.  
 Correns, C. 187, 267.  
 Corrévon, H. 190.  
 Cortini, J. C. 381.

- Costerus, J. C., and Smith, J. J. 704.  
 Crow, W. B. 573.  
 Csányi, W. 380.  
 Cunningham, J. T. 444.  
 Czurda, V. 443, 445.  
**D**ahlgren, K. V. Ossian 187, 703, 749, 750.  
 Dallmann, A. A. 268.  
 Dangeard, A. P. 266, 269.  
 —, P. A. 702.  
 Daniel, L. 445.  
 Daniels, M. E. 95.  
 Dannemann, F. 265.  
 Danser, B. H. 94.  
 Dastur, R. H. 380, 382.  
 Deecke, W. 448.  
 Degen, A. 447.  
 Déglon, A. 445.  
 De Kruif, P. H. 749.  
 Demeter, K. 492.  
 Demolon, A. 624.  
 Denis, M. 623.  
 Denny, F. E. 333, 336, 444.  
 Densch 332, 335.  
 Dernikos, D. 622.  
 Diels, L. 185, 190, 271, 336, 495, 623.  
 Dinand, A. F. 96, 272.  
 Dinter, K. 271.  
 Dischendorfer, D. 91.  
 Doflein, F. 93, 188.  
 Domin, K. 95.  
 Domke, F. W. 443.  
 Dorner, A. 443.  
 Douin, R. 447, 750.  
 —, R. M. 190.  
 Drahn, F. 496.  
 Drechsel, O. 702.  
 Drevermann, F. 751.  
 Dufrenoy, J. 269, 272.  
 Dunk, R. v. d. 495.  
 Dupler, A. W. 382.  
 Durand, E. J. 623.  
 Durham, G. B. 186.  
 Emerson, F. W. 266, 268, 271.  
 —, R. A. 267, 493.  
 Engler, A. 191.  
 Enlows, E. M. A., and Rand, F. V. 192.  
 Entz, G. 91, 93.  
 Erdmann, R. 380.  
 —, Rh. 333.  
 — - König 272.  
 Erdtmann, O. G. E. 95.  
 Erhard, H. 332.  
 Erikson, J. 494, 573, 574.  
 Ernst, A. 333.  
 Euler, A. Cl. v. 266.  
 —, H. v., und Myrbäck, K. 186.  
 Evans, A. W. 382.  
 Eyster, W. H. 445.  
**F**arr, C. H. 748.  
 Fedde, F. 190, 379.  
 Fein, H. 92.  
 Fenn, W. O. 492.  
 Ferjančič, S. 267.  
 Fernandez, G. E. 266, 269.  
 Fischer, Ed. 269, 446.  
 —, F., und Schade, H. 335.  
 —, H. 91, 93, 192, 384, 750.  
 —, R. 265, 445.  
 Fitting, H. 186, 188, 191, 379.  
 Flamm, E. 573.  
 Flieg, O. 379, 381.  
 Florin, R. 190, 192, 751.  
 Fodor, A. 186, 189, 266.  
 Fox, H. M. 703.  
 Franz, V., und Schneider, H. 336.  
 Franzen, H., und Keyssner, E. 266.  
 Frentzen, K. 624.  
 Fresenius, L. 332, 336.  
 Frey, E. 447, 623.  
 Friedrichs, G. 702.  
 Fries, R. E. 95.  
 —, Th. 271.  
 Frisendahl, A. 382.  
 Fritsch, F. E. 332, 333, 334.  
 —, K. 622.  
 Frost, H. B., and Lippincott, W. A. 445.  
 Fruwirth, C. 335, 496.  
 —, und Roemer, Th. 380, 384.  
 Fürth, E. 91.  
 —, P. 190.  
 Fujii, K. 265.  
 Fujita, A. 702.  
 Fulmek, L., und Stift, A. 192.  
 Funk, G. 574.  
 Funke, G. L. 621.

**E**ast, E. M. 444.  
 Eckhold, W. 265, 270.  
 Eckstein, F. 704.  
 Edwards, W. N. 191.  
 Eggerth, A. H. 750.  
 —, and Bellows, M. 749.  
 Ehrenberg, P. 755.  
 Ehringhaus, A. 336.  
 Eisler, M., und Portheim, L. 443.  
 Elias, H., und Weiß, St. 443.



- G**äumann, E. 623.  
 Gage, S. H. 496.  
 Gairdner, A. E. 622.  
 Gaisberg, E. von 492.  
 Galzin, A. 446.  
 Gams, H. 750.  
 Gandrup, Joh. 265, 287.  
 Gante, Th. 380.  
 Garber, R. J. 380.  
 Garcke, A. 382.  
 Gardner, M. W. 381, 383.  
 —, and Kendrick, S. B. 622.  
 —, N. L. 750.  
 Gates, R. 92.  
 —, R. R., and Rees, E. M. 91.  
 Gatin, C. L. 380, 382.  
 Geitler, L. 93, 333.  
 Georgévitch, P. 620, 623.  
 Geschwind, A. 496.  
 Gicklhorn, J. 189.  
 Gile, P. L., and Carrero, J. O. 379.  
 Gilg, E. 272.  
 —, und Benedikt, Ch. 382.  
 — Brandt 272.  
 Ginzberger, A. 94, 271, 575.  
 Gleisberg, W. 623.  
 Glück, H. 494.  
 Godfery, M. J. 268, 445.  
 Goebel, K. 266.  
 —, und Suessenguth, K. 266.  
 Goldring, W. 192.  
 Goldschmidt, V. H., og Johnson, E. 702.  
 Goldstein, K. 622.  
 Gorini, C. 187, 189.  
 Gottschalk, A. 92.  
 Grab, M. v. 92.  
 Gradmann, H. 492.  
 Grafe, V. 332, 384.  
 Gravis, A. 92.  
 Gray, J. 266.  
 Grönblad, R. 188.  
 Grundner, F. 384.  
 Gruzewska, Z. 186, 188.  
 Guillaumin, A. 266.  
 Guilliermond, A. 185, 265.  
 —, et Péju 446.  
 Guinier, Ph. 267.  
 Guppy, H. B. 95.  
 Guttenberg, H. v. 443.  
 Guyer, M. F. 574.  
 Guyot, H. 271, 751.  
 Gwynne-Vaughan, H. 381.  
 Gyhr, M. 624.  
 Haan, H. R. M. de 703.  
 Haase-Bessell, G. 92.  
 Haberlandt, G. 92, 380, 382, 493, 573.  
 Haecker, V. 93.  
 Hagiwara 749.  
 Haines, H. H. 95, 751.  
 Hakansson, A. 268, 270.  
 Hall, J. G. 95.  
 Hallermeier, M. 333.  
 Hallier, H. 91, 190.  
 Hallquist, C. 380.  
 Hammarlund, C. 187.  
 Handel-Mazzetti, H. 94, 95, 271, 335, 495.  
 Handovsky, H. 443.  
 Hannig, F. 573.  
 Hansen, A. 90.  
 Hansendorf 92.  
 Hansteen-Cranner, B. 379, 443.  
 Harder, R. 266, 492, 494.  
 Harms, H. 752.  
 Harrington, G. T. 266, 272.  
 Harris, J. A. 186, 187.  
 —, Sinnott, E. W., Pennypacker, J. V., and Durham, G. B. 186.  
 Harter, L. L., and Weimer, J. L. 266, 269.  
 Hartmann, M. 334.  
 Harukawa, Chukichi 96.  
 Harvey, Le Roy, H. 335.  
 Hasenbäumer, J. 332, 336.  
 Hatfield, E. J. 94.  
 Hausrath, H. 192, 704.  
 Hayek, A. 575.  
 Hayes, H. K., and Garber, R. J. 380.  
 Hegi, G. 190.  
 Heilborn, O. 748.  
 Heilbronn, A. 492.  
 Heinricher, E. 93, 573, 749.  
 —, H. 333, 336.  
 Heitz, E. 620.  
 Helbig, M., und Rößler 752.  
 Heller, H. H. 269, 334, 446.  
 Hembd, K. 186.  
 Hemmi, T. 752.  
 Henderson, M. W. 381, 382.  
 Henneberg, W. 189.  
 Henrici, M. 379.  
 Hentschel, E. 268, 271.  
 Herfs, A. 444.  
 Heribert-Nilsson, N. 380.  
 Herrmann 268.  
 Herzfelder, H. 92, 94.  
 Heß, E. 335.  
 Hesselbo, A. 270.  
 Hillmann, J. 446.  
 Hirmer, M. 621.
- H**aagedoorn, A. C. 187.  
 —, A. L., and Haagedoorn, A. C. 187

Hodgetts, W. J. 379, 381.  
 Höfer-Heimhalt, H. 335.  
 Höfler, K., und Stiegler, A. 92.  
 Hoerner, G. R. 189.  
 Holden, H. S., and Daniels, M. F. 95.  
 Hollenberg, M. S. 492.  
 Holloway, S. E. 495.  
 Holm, T. 266, 270, 447, 703.  
 Holmberg, B. 266.  
 —, und Sjöberg, M. 266.  
 —, und Wintzell, T. 266.  
 Hooker, J. D., and Jackson, B. D. 335.  
 Hopkins, E. F. 381, 383.  
 Horvat, J. 445, 447.  
 Howe, C. G. 186.  
 Huber, B. 445.  
 —, G. 623.  
 —, und Nipkow, Fr. 574.  
 Hunter, C. A. 379, 381.  
 Hustedt, F. 445, 574.  
 Hutchinson, J. 190.  
 —, and Pearce, K. 190.

**I**atrides, D. 380.  
 Ikari, J. 381.  
 Ikeno, S. 622.  
 Ikori, J. 494.  
 Imai, Y. 268.  
 Irmen, G. 379.  
 Irwin, M., and Weinstein, M. 749.  
 Ishikawa, M. 265.

**J**ackson, B. D. 335.  
 —, H. S., and Mains, E. B. 382.  
 —, V. G. 91, 443.  
 Jacoby, M. 493.  
 Jäggli, M. 704.  
 Jakobson-Paley, R. 91.  
 Janert, H. 444.  
 Janke, A. 446.  
 Janse, J. M. 91, 92.  
 Jensen, P. 92.  
 Johansson, K. 94.  
 —, und Samuelsson 190.  
 Johnson, D. S. 190.  
 —, E. 702.  
 Jones, L. R. 383.  
 Jonesco, St. 266, 267.  
 Jongmans, E. W. 448.  
 Juel, H. O. 446, 623.  
 Jung, J. 186.  
 Jungmann, W. 92.  
 Just, G. 380.

**K**ägi, H. 95.  
 Kajanus, B. 380.

Kamerling, Z. 379.  
 Karsten und Schenk 751.  
 —, G. 96, 191, 334, 336.  
 Kasai, M. 94, 752.  
 Kashyap, S. R. 270.  
 Keißler, K. 270.  
 Keller, R. 751.  
 Kempton, J. H. 380.  
 Kendrick, J. B., and Gardner, M. W.  
 381, 383.  
 —, S. B. 622.  
 Kenoyer, L. A. 271, 624.  
 Keuchenius, P. E. 93, 95.  
 Keyssner, E. 266.  
 Kiesel, A. 444, 749.  
 —, und Troitzki 444.  
 Kihara, H. 265, 268.  
 Killermann, S. 189.  
 Kirby, R. S. 704.  
 Kirchensteins, Aug. 703.  
 Kirchner, O. von 494.  
 Kirstein, K. 187, 190.  
 Kissler, J. 748.  
 Klason, P. 493.  
 Klebahn, H. 494.  
 Klein, G. 186, 444.  
 Klimmer, M. 189.  
 Kneucker, A. 446, 447.  
 Kniczynski, St. 94.  
 Kniep, H. 445, 446.  
 Knoll, F. 93.  
 Knudson, L. 332.  
 Koch, A. 192.  
 König 272.  
 —, J., Hasenbäumer, J., und Kröger,  
 E. 332, 336.  
 Köppen, W. 704.  
 Koernicke, M. 336.  
 Kofoed, Ch. A., and Swezy, O. 445.  
 Kojima, H. 332, 334, 335.  
 Kolkwitz, R. 624, 702, 704.  
 Koningsberger, V. J. 448, 573, 575.  
 Koorders, S. 495.  
 Korschelt, E. 188.  
 Kešanić, N. 332.  
 Kostir, W. J. 267, 269.  
 Kostytschew, S. 186.  
 —, und Afanassjew, M. 267, 269.  
 Kozłowski, A. 265, 270.  
 Kränzlin, Fr. 190, 270, 382.  
 Kraepelin, K. 90.  
 Kräusel, R. 448.  
 Krakover, L. J. 94.  
 Krasser, F. 383.  
 Kraus und Uhlenhuth 624.  
 Krause, K. 624.  
 Kristofferson, K. B. 383.



- Kröger, E. 332, 336.  
 Kronfeld, E. M. 335.  
 Krystofovich, A. N. 751, 752.  
 Kubart, B. 750.  
 Küster, F. 90, 444, 496.  
 Kufferath, H. 444, 445.  
 Kuhn, R. 187.  
 —, Th., und Sternberg, K. 575.  
 Kuhnholz-Lordat, G. 271.  
 Kumoyawa, H. 92.  
 Kuroda, C. 621.  
 Kurz, J. 187, 192.  
 Kuwada, Y. 748.  
 Kylin, H. 623.  
  
**L**ämmermayr, L. 381, 383.  
 Lafferty, H. A. 704.  
 Lagatu, H. 187.  
 Laibach, F. 189, 333.  
 Larbaud 272.  
 Laßmann, M. 622.  
 Laurent, J. 447.  
 —, Y. 493, 494.  
 Jauterbach, C. 495.  
 Lavialle, P. 493, 495.  
 Lee, H. A. 100.  
 Leemann, H. W. 265.  
 Leeuwen, W. van 95.  
 — - Reijnvaan, J. van 95.  
 —, W., und J. van 95.  
 Lehmann, E. 333, 380.  
 Leick, E. 92, 95.  
 Leighty, C. E., and Boshnakian, S. 445.  
 Lemmermann, O., und Fresenius, L. 332, 336.  
 Lesage, P. 267, 270.  
 Levine, M. 446, 448.  
 Lewin, K. 751.  
 Lichtenstein, S. 702.  
 Lieske, R. 187.  
 Liesegang, R. 332.  
 —, R. E. 493.  
 Lilienfeld, F. 445.  
 Limpricht, W. 270, 751.  
 Lindau, G. 446.  
 Lindberg, H. 445.  
 Lindenbein, H. A. R. 383.  
 Lindhard, E. 380, 622.  
 Lindquist, H. 95.  
 Linsbauer, K. 384.  
 Lipman, Ch. B. 703.  
 Lippincott, W. A. 445.  
 Livingston, B. E., and Shreve, F. 447.  
 Ljungdahl, H. 748.  
 Loeb, J. 379, 444, 493.  
 Löhnis, F. 703.  
  
 Lo Priore, G. 752.  
 Lüdi, W. 271.  
 Lundegårdh, H. 92, 93, 332.  
 Lupo, P. 623.  
 Luyten, J., en Versluys, M. C. 268, 270.  
 Lyon, C. J. 380.  
  
**M**agrou, J. 381.  
 Mains, E. B. 382.  
 Majima, R., and Kuroda, C. 621.  
 Malfitano, G., et Catoire 621.  
 Malloch, Scott, W. 188.  
 Malta, N. 382.  
 Mangenot 188.  
 Mann, A. G. 186.  
 Marukawa, H. 750.  
 Massart, G. 265.  
 Massey, L. M. 192.  
 Mathiesen, Fr. J. 382, 495.  
 Mattfeld, F. 94.  
 —, J. 190, 447.  
 Mayer, P. 496.  
 McKay, M. B. 383.  
 McLean, F. T., and Lee, H. A. 192.  
 McWhorter, F. P. 188.  
 Meier, H. A. 187.  
 Melin, E. 189, 494, 750.  
 Mellor, E. 703.  
 Menager, Y., et Laurent, Y. 493, 494.  
 Merckenschlager, F. 332, 335.  
 Merl, Ed. 332, 333.  
 Merriman, M. L. 270, 750.  
 Metzner, P. 574.  
 Meyer, A. 573.  
 Mez, C. 190, 270, 382.  
 —, und Kirstein, K. 187, 190.  
 Michael, E. 703.  
 Miehe, H. 185, 186, 443, 621.  
 Migula, W. 90, 189, 445.  
 Mildbraed, J. 751.  
 Mildenberg, H. 574.  
 Mitchell, M. 750.  
 Mitscherlich, E. A. 336, 622.  
 Miyake, Chuichi 96.  
 —, K., and Imai, Y. 268.  
 Möller, H. P. 92.  
 — und Hansendorf 92.  
 Mol, W. E. de 265.  
 Molisch, H. 90, 187, 188, 265, 380.  
 Molliard, M. 187.  
 Montfort, C. 267.  
 Moràvek, V. 493.  
 Moreau, F. 446, 623, 703.  
 Morgan, Th. H. 268, 703.  
 Morstatt, H. 384, 704.  
 Morton, F. von 190.

- Müller, K. O. 444, 573, 574.  
 Münch, 192.  
 Muensch, W. C. 749.  
 Munns, E. N. 92.  
 Murphy, P. A. 704.  
 Myrbäck, K. 186.
- N**  
 Nachtsheim, H. 93, 332, 333.  
 Nakajima, Y. 749.  
 Nakano, H. 333.  
 Naumann, E. 188, 444, 445, 447.  
 Neeff, F. 493.  
 Negelein, E. 749.  
 Newman, H. H. 445.  
 Nichols, S. P. 444, 445.  
 Niedenzu 443.  
 Nienburg, W. 94, 493, 494.  
 Nilsson-Ehle, H. 188, 381, 749.  
 Nipkow, Fr. 574.  
 Nisikado, Yosikazu, and Miyake, Chui-  
 chi 96.  
 Noack, K. 267.  
 —, K. L. 267, 703.  
 Nordhagen, R. 751.  
 Northrop, J. H. 187, 702, 749, 750.  
 —, and De Kruif, P. H. 749.
- O**  
 Obaton, F. 702.  
 Oehlkers, Fr. 380.  
 Offner, J. 270.  
 Ogura, J. 186.  
 Okamura, K. 269.  
 Olsen, C. 188.  
 Oltmanns, F. 494, 750.  
 Onodera, J. 92.  
 Oparin, A. 187.  
 Orton, C. R. 269, 272.  
 Osborn, T. G. B. 447.  
 Ostenfeld, C. H. 93.  
 Osterhout, W. J. V. 444.  
 Ostwald, W. 267, 444.  
 Osugi, S. 92.  
 Oswald, H. 271.  
 Oudemans, C. A. J. A. 334.  
 Overton, J. B. 187, 621.  
 Oye, P. van 188, 268, 271, 334, 381, 573,  
 574, 623, 703, 704.
- P**  
 Pack, D. A. 187, 190.  
 Palm, B. 704.  
 Palmgren, A. 95.  
 Pascher, A. 188, 494, 623.  
 Paton, J. B. 444.  
 Pavillard, J. 269.  
 Pawtowski, B. 751.  
 Pax, F., und Limpricht, W. 270.
- Pearce, K. 190.  
 Péju, 446.  
 Penard, E. 750.  
 Penck, A. 192.  
 Pennypacker, J. Y. 186.  
 Penzig, O. 448.  
 —, T. 192.  
 Perrier de la Bathie, H. 447.  
 Persch, W. 622.  
 Peter, J. 188, 190.  
 Péterfi, M. 495, 496.  
 Petersen, E. J. 93.  
 —, H. E. 270.  
 —, J. P. 269.  
 Petrak, F. 94, 269, 334.  
 Peyronel, B. 573, 574.  
 Piesnier, E. 271.  
 —, H. 91, 191, 270, 332.  
 —, Th., und Rippel, A. 187.  
 Pilger, R. 191, 332.  
 Pinkhof, M. 575.  
 Pinoy, P. E. 189.  
 Plett, W. 380, 381.  
 Plöth, O. von 187.  
 Poisson, H. 447.  
 Pole Evans, J. B. 447.  
 Portheim, L. 443.  
 Potthoff, H. 93.  
 Pottier, J. 265, 270.  
 —, M. 188, 190.  
 Prahm, Herm. 620.  
 Prell, H. 93.  
 Priestley, J. H. 187, 621.  
 —, and Armstead, J. 621.  
 Pringsheim, E. G. 267, 270, 334, 381, 384.  
 —, H., und Aronowsky, A. 622.  
 —, und Dernikos, D. 622.  
 —, und Goldstein, K. 622.  
 —, und Laßmann, M. 622.  
 —, und Müller, K. O. 444.  
 —, und Persch, W. 622.  
 Predan, J. 495.  
 Purdy, H. A. 573, 749.  
 Putter, E. 380, 381.  
 Puttick, G. F. 381, 382.  
 Puymaly, A. de 269, 623.
- R**  
 Raber, O. L. 380.  
 Rand, F. V. 192.  
 Range, P. 448.  
 Rawitscher, F. 494.  
 Rayner, M. C. 188, 444.  
 Record, S. J. 379, 384.  
 Redfern, Gladys M. 702.  
 Reed, H. S. 380.  
 Rees, E. M. 91.



- Regel, K. 448.  
 —, R. 622.  
 Rehder, A. 95.  
 Reichert, J. 334.  
 Reimers, H. 265.  
 Reinke, J. 443, 702, 748.  
 Renner, O. 332, 333, 573.  
 Rexhausen, L. 188, 189.  
 Rich, Fl. 269.  
 Richards, B. L. 383.  
 Richter, K. 271.  
 —, O. 704, 752.  
 Ridler, W. F. F. 623.  
 Riede, W. 703.  
 Riehm, E. 448.  
 Rietz, G. E. du 93, 189, 271, 495, 624.  
 —, Fries, Th., Oswald, H., und Tengwall 271.  
 Rigg, C. B. 493.  
 Rikli, M. 495.  
 Rimbach, A. 92, 621.  
 Ringel-Suessenguth, M. 332, 333.  
 Rippel, A. 92, 187.  
 Rivière, H. C. C. 91.  
 Roelants, M. 186.  
 Roemer, Th. 380, 384.  
 Rößler 752.  
 Romell, L. G. 95.  
 —, und G. 189.  
 —, G. 189.  
 Rordorf, H. 269, 272.  
 Rosen, F. 191.  
 Rosenblatt, Mme M. 621.  
 Rosenkranz, F. 94.  
 Rothlin, E. 380.  
 Rothmayr, J. 94.  
 Round, E. 575.  
 —, E. M. 272.  
 Rudolph, K. 624.  
 Rübel, E. 495.  
 Rueha, A. 266.  
 Rüter, M. 448.  
 Ruhland, W. 332, 336, 573, 574.  
 Russell, E. J. 384.  
 Ruttner, Fr. 92.  
  
**Sabnis, T. S.** 186.  
 Saito, K. 574.  
 Samec, M., und Ferjančič, S. 267.  
 Samuelsson 190.  
 —, G. 94.  
 Sandstrom, W. M. 493, 494.  
 Sandt, W. 94, 191.  
 Sargent, C. S. 495, 751.  
 Sasaoka, H. 270.  
 Satina, S. 494, 574.  
 Saunders, E. R. 268, 621.  
 Sauvageau, C. 188, 334.  
 Schade, H. 335.  
 Schaede, R. 188.  
 Schaffner, J. H. 268.  
 Schaffnit, E. 703, 704.  
 Schalow, E. 383, 448, 496.  
 Scharfetter, R. 751.  
 Scheffelt, 95.  
 Scheible, Em. 446.  
 Schellenberg, G. 96, 751.  
 Schenck, E. 334.  
 Schenk 751.  
 Schiemann, E. 268, 333, 335.  
 Schikorra, F. 446.  
 Schilling, E. 332.  
 Schlecht, F. 381.  
 Schlechter, R. 191, 270, 382.  
 Schmid, G. 93, 268.  
 Schmidt, A. 188, 381.  
 Schnarf, K. 94, 268, 270, 751.  
 Schneider, H. 336.  
 Schönbrunn, Bruno 702, 703.  
 Schröder, B. 445.  
 —, Br. 93.  
 —, H. 493.  
 Schröter, C. 384.  
 Schürhoff, P. N. 333, 335, 493.  
 Schulz, A. 191.  
 Schußnig, B. 334.  
 Schwarze, C. A. 750.  
 Schwarzenbach, F. 703.  
 Sears, P. B. 445, 622.  
 Seifriz, W. 624.  
 Sharp, L. W. 186.  
 Showalter, A. M. 91, 94, 268.  
 Shreve, F. 447.  
 Sierp, H., und Noack, K. L. 267.  
 Sinnott, E. W. 186.  
 Sinova, E. S. 381.  
 Sjöberg, M. 266.  
 Sjöstedt, H. 750.  
 Skene, Mc. Gr. 265.  
 Skottsberg, C. 381, 446, 623.  
 Small, J. 90, 493, 495.  
 Smith, A. L. 190.  
 —, C. P. 271.  
 —, J. J. 704.  
 Snell, K. 493, 496.  
 So, M. 749.  
 Soo, R. 751.  
 Sorauer, P. 383.  
 Souèges, R. 188, 191.  
 Spencer, E. R. 192.  
 Sprague, T. A. 191, 382, 495.

Stäger, R. 574.  
 Staffeld, U., und Babowitz, K. 272.  
 Stålfelt, M. G. 443, 444.  
 Stapf, O. 191.  
 Stark, P. 380.  
 —, und Drechsel, O. 702.  
 Stebbing, E. 496.  
 Stefanov, B. 272.  
 Steffen, H. 751.  
 Steil, W. N. 188, 190, 381, 382.  
 Stein, E. 749.  
 Steiner, J. 270.  
 Stern, K. 380, 493.  
 Sternberg, K. 575.  
 Stevens, F. L., and Hall, J. G. 95.  
 Stiegler, A. 92.  
 Stift, A. 192.  
 Stiles, W. 187.  
 Stojanov, N., und Stefanov, B. 272.  
 Stolt, W. A. H. 624.  
 Stout, A. B. 268, 271, 381, 384.  
 Strasburger, E. 91.  
 Strassen, O. zur 332, 333.  
 Ström, K. M. 188, 494.  
 Suessenguth, K. 91, 266, 622.  
 Svedberg, T. 751.  
 Swezy, O. 445.  
 Sydow, H. 269.

Täckholm, G. 748.  
 Tahara, M. 748.  
 Takamine, N. 382, 447, 495.  
 Takezaki, Y. 749.  
 Tamm, O. 188.  
 Tammes, T. 622.  
 Thatcher, K. M. 187.  
 Taylor, H. 95.  
 —, W. R. 445.  
 Teichmann, W. 189.  
 Teilefsen, M. A. 621.  
 Tengwall, 271.  
 Terao, H. 749.  
 Teuscher, H. 754.  
 Thoday, D. 267.  
 Thurston, H. W., and Orton, C. R. 269, 272.  
 Tiffany, L. H. 269.  
 Tilger, B. 752.  
 Tischler, G. 186.  
 Toeniessen, E. 189, 333, 334.  
 Touton, K. 271.  
 Trautwein, K. 446.  
 Treits, P. 496.  
 Trelease, W. 382.  
 Troitzki 444.  
 Troll, K. 703.

Troll, W. 494.  
 Trumpf, Ch. 380.  
 Tschermack, E. 268, 381.  
 Tschirch, A. 185, 187, 267, 575.  
 Tschulok, S. 188.  
 Turina, B. 749.

Übisch, G. von 268, 493.  
 Uhlenhuth 624.  
 Ulbrich, E. 191, 383.  
 Uehla, V., und Morávek, V. 493.  
 Unna, P. G., und Fein, H. 92.  
 Uphof, J. C. Th. 191, 192, 333.  
 Urban, J. 191, 271.  
 Vageler, P. 93.  
 Veillon, R. 703.  
 Versluys, M. C. 268, 270.  
 Versuche zur Bekämpfung der Ölfrucht-  
 schädlinge 384.  
 Vierhapper, F. 95, 272.  
 Vilmorin, J. de 187, 268.  
 Vogt, M. 95.  
 Vorbrott, M. W. 702, 703.  
 Vouk, V. 384.

Wächter, W. 704.  
 Wagner, M. 444.  
 Wahl, v. 192.  
 Wainio, E. A. 270.  
 Walker, J. C., and Jones, I. R. 383.  
 Walter, H. 91, 267, 269.  
 Wangerin, W. 335, 383, 751.  
 Warburg, O. 185, 191, 265, 332, 493.  
 —, und Negelein, E. 749.  
 Ward, H. B., and Whipple, G. C. 332, 334.  
 Warén, H. 446.  
 Waterhouse, W. L. 269, 272.  
 Weber, F. 91, 384, 444, 621, 622.  
 —, Fr. 265, 267.  
 —, U. 447, 574, 704.  
 — van Bosse, A. 446.  
 Weevers, Th. 333.  
 Wehrhahn, W. 382, 383.  
 Weimer, J. L. 266, 269.  
 Weinstein, M. 749.  
 Weiß, St. 443.  
 Welch, D. S. 93, 189.  
 Welten, H. 91.  
 Werdermann, Erich 702.  
 Werth, E. 96, 493, 494.  
 Wettstein, F. v. 91.  
 Wherry, E. T. 270.



Whipple, G. C. 332, 334.  
 Wieland, G. R. 752.  
 Wildeman, E. de 188.  
 Will, H. 333, 334.  
 Willaman, J. J., and Sandstrom, W. M.  
     493, 494.  
 Wille, N. 622.  
 Williams, J. Lloyd 93.  
 Willis, J. C. 95.  
 Willstätter, R., und Csányi, W. 380.  
 —, und Kuhn, R. 187.  
 Wilson, E. H., and Rehder, A. 95.  
 Winkler, H. 333, 624.  
 Winogradsky, S. 703.  
 Winter, E. 269.  
 Winterstein, E., und Iatrides, D. 380.  
 Wintzell, T. 266.  
 Wisselingh, C. van 91, 93.  
 Wodziczko, A. 622.  
 Wollenweber, H. W. 750.  
 Woodward, J. 384.  
 Wóycicki, Z. 333.  
 Wurmser, R. 92.

Yamaguchi, Y. 268.  
 Yampolsky, C., and Helene 622.  
 —, Helene 622.  
 Yasuda, A. 269, 270.  
 Yasui, K. 265, 268, 494.

Zade, A. 96.  
 Zaepffel, E. 267.  
 Zahlbruckner, A. 270, 382.  
 Zahn, K. H. 191, 383.  
 Zederbauer, E. 266, 267.

Ziegenspeck, H. 91.  
 Zikes 703.  
 Zimmermann, A. 496, 575.  
 Zollikofer, Cl. 187.

## VI. Personalnachrichten.

Buder, J. 576.  
 Claußen, P. 336.  
 Harder, Richard 448.  
 Hirmer, Max 336.  
 Lehmann, Ernst 336.  
 Noack, Kurt 384.  
 Palla, Ed. † 448.  
 Ruhland, W. 336.  
 Schröder, H. 576.  
 Schulz, August † 336.  
 Sierp, H. 336.  
 Simon, S. V. 752.  
 Stark, Peter 336.  
 Suessenguth, Karl 336.  
 Tischler, G. 496.

## VII. Notizen.

Ausschreiben zur Bewerbung um ein  
 Stipendium der Mochizuki-Stiftung  
 575.  
 Übersendung mykologischer Arbeiten  
 zwecks Fortsetzung von Saccardos  
 Sylloge Fungorum 752.

Druckfehlerberichtigung.  
 S. 721, Zeile 14 von unten lies:  
 „zwischen  $\frac{1}{5}$  und  $\frac{1}{4}$  G.-Mol.“ statt:  
 „zwischen  $\frac{1}{5}$  und  $\frac{1}{2}$  G.-Mol.“

# ZEITSCHRIFT FÜR BOTANIK

HERAUSGEGEBEN

VON

HANS KNIEP UND FRIEDRICH OLTMANNS

14. JAHRGANG

HEFT 1



JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1922

---

Monatlich erscheint ein Heft

---

Alle für die Zeitschrift bestimmten Sendungen (Manuskripte, Bücher usw).  
bitten wir zu richten an

Herrn Geh. Hofrat Prof. Dr. **Oltmanns, Freiburg i. Br.**, Jacobistr. 23



# Inhalt des ersten Heftes.

## I. Originalarbeit.

	Seite
Kurt Noack, Physiologische Untersuchungen an Flavonolen und Anthocyanen . . . . .	I

## II. Besprechungen.

Crozier, W. J., Intracellular Acidity in Valonia . . . . .	84
Czapek, Friedr., Biochemie der Pflanzen . . . . .	75
Die Veröffentlichungen der Verlagsbuchhandlung Gustav Fischer in Jena während der Jahre 1914—1919 . . . . .	80
Fitting, H., Jost, L., Schenck, H., Karsten, G., Lehrbuch der Botanik für Hochschulen . . . . .	78
Karsten und Schenk, Vegetationsbilder . . . . .	79
Knudson, L., and Ginsburg, S., Suggestions with respect to the measurement of osmotic pressure . . . . .	85
Langdon, S. C., and Gailey, W. R., Carbon Monoxyde a Respiration-Product of Nereocystis Luetkeana . . . . .	90
Meyer, Arthur, Morphologische und physiologische Analyse der Zelle der Pflanzen und Tiere. Zweiter Teil, erste Lieferung: Die Bewegung des normalen Zytoplasmas, die Metabolie des Zytoplasmas, die alloplasmatischen Gebilde und die Muskelzelle . . . . .	77
Molisch, Hans, Mikrochemie der Pflanze . . . . .	76
Osterhout, W. J. V., Antagonism between alcaloids and salts in relation to permeability . . . . .	82
—, Decrease of permeability and antagonistic effects caused by bile salts . . . . .	82
—, A comparison of permeability in plants and animal cells . . . . .	83
—, A comparative study of permeability in plants . . . . .	84
—, und andere, Comparative studies on respiration . . . . .	86
—, A method of studying respiration . . . . .	89
Penzig, O., Pflanzeneratologie . . . . .	78
Pfeffer, W., Osmotische Untersuchungen. Studien zur Zellmechanik . . . . .	78
Seifriz, William, Observations on some physical properties of protoplasm by aid of microdissection . . . . .	82
Sorauer, P., Handbuch der Pflanzenkrankheiten . . . . .	79
Wisselingh, C. von, Untersuchungen über Osmose . . . . .	80

## III. Neue Literatur . . . . . 90

Originalarbeiten, die den Umfang von drei Druckbogen (48 Seiten) überschreiten, können in der »Zeitschrift für Botanik« in der Regel nur dann aufgenommen werden, wenn die Verfasser für die drei Bogen überschreitende Seitenzahl die Kosten tragen. Jede lithographische Tafel wird als ein Bogen gerechnet.

---

## Verlag von Gustav Fischer in Jena

---

Soeben erschien:

# Anatomie der Pflanze

Von

**Dr. Hans Molisch**

o. ö. Prof. und Direktor des pflanzenphysiolog. Institutes an der Universität in Wien

**Zweite, neubearbeitete Auflage**

Mit 139 Abbildungen im Text. VI, 153 S. gr. 8<sup>o</sup> 1922 Mk 24.—, geb. Mk 34.—

**Ich suche zu kaufen:** Botanisches Centralblatt (vollständige Serie), ferner: ganze Bibliotheken, sowie einzelne Werke und Zeitschriften-Serien aus dem Gebiete der Naturwissenschaften.

Friedrich Cohen, Buchhandlung u. Antiquariat, Bonn

# Physiologische Untersuchungen an Flavonolen und Anthocyanen.

Von  
Kurt Noack.

LIBRARY  
NEW YORK  
BOTANICAL  
GARDEN

## I. Einleitung.

Aus dem Vorkommen der Anthocyane in den verschiedensten Teilen der Pflanze ergibt sich von selbst die Folgerung, daß die Funktion dieser Farbstoffe nicht von einem einzigen Gesichtspunkt aus betrachtet werden kann. Offensichtlich ist, daß den Anthocyanen auf Grund ihres Farbstoffcharakters in vielen Organen die Rolle der Sichtbarkeitserhöhung zukommt, ein Fall, der bei Blüten, Früchten, extrafloralen Schauapparaten u. a., realisiert ist. Es ist dagegen bis jetzt nicht gelungen, einen leitenden Gedanken herauszuarbeiten, der die Rolle der Anthocyane in den vegetativen Teilen der Pflanze verständlich machen würde. Die verschiedenen Ansichten über die Funktion der Anthocyane in Blättern usw. wurden fast durchweg zu einer Zeit aufgestellt, in der die chemische Konstitution der Anthocyane noch nicht bekannt war und vor allem auch nicht die engen und physiologisch einfachen Beziehungen aufgedeckt waren, die zwischen den Anthocyanen und den im Pflanzenreich weit verbreiteten Flavonolen bestehen. Infolgedessen mußte bis dahin eine an sich naheliegende Betrachtungsweise ganz vernachlässigt werden, nämlich den Anthocyanen auf Grund ihrer konstitutionellen Eigenschaften und ihrer chemischen Wandlungsfähigkeit eine Rolle in irgendwelchen Stoffwechselvorgängen zuzuschreiben, wobei freilich der Farbstoffcharakter erst in zweiter Linie in Betracht kommen kann.

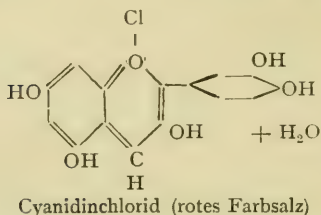
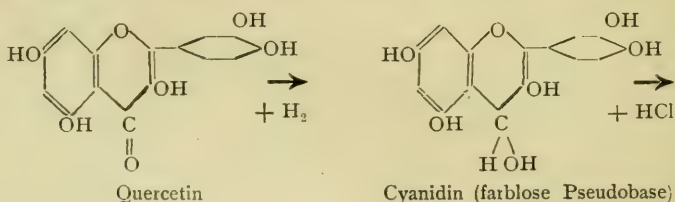
Im folgenden sollen einige Befunde mitgeteilt werden, die die Berechtigung einer solchen Anschauungsweise darlegen;



außerdem sollen noch einige andere, den Anthocyanstoffwechsel betreffende Fragen an der Hand von Versuchsergebnissen erörtert werden.

## II. Chemische und physiologische Grundlagen.

A. Die Anthocyane sind Derivate des  $\beta$ -Phenyl-Benzo- $\gamma$ -Pyryliums und gewöhnlich in der Pflanze als Mono- oder Diglukoside (Anthocyanine) enthalten<sup>1</sup>, während die Aglukone, d. h. die zuckerfreien Komponenten (Anthocyanidine), wenigstens in der Form als Farbstoff, seltener angetroffen werden. Die Anthocyanidine stellen die Reduktionsstufe eines entsprechenden Flavonols dar, z. B.:



Dieselbe Beziehung besteht z. B. zwischen Myricetin und Delphinidin oder Kämpferol und Pelargonidin. Die Reduktion des Quercetins zu Cyanidin ist von Willstätter ausgeführt worden.

Die Anthocyanfarbstoffe isomerisieren sich in neutraler Lösung zu farblosen Pseudobasen, aus denen auf Säurezusatz das Farbsalz zurückgebildet wird. Zwischen Anthocyaninen und Anthocyanidinen besteht nun der wichtige Unterschied, daß bei den Glukosidverbindungen diese beiden gegenläufigen Pro-

<sup>1</sup>) Willstätter und Mitarbeiter. Liebigs Annalen, 1913, **401**, 189. Sitzgsber. pr. Ak. d. Wiss. Berlin 1914, 402, 769, 886. Liebigs Annalen 1915, **408**, 1; ebenda 1916, **412**, 113.

zesse sich schon in der Kälte rasch abspielen, während bei den Aglukonen hierzu Erhitzen oder längeres Stehenlassen nötig ist. Die Pseudobasen kommen ebenfalls in der Pflanze vor und zwar weit häufiger in der zuckerfreien als in der glukosidischen Form (näheres hierüber siehe Noack<sup>1</sup>).

Die Flavonole treten in der Pflanze teils als Aglukon, teils als Glukosid auf.

Anthocyane und Flavonole können verschiedene Zuckerarten in einem Molekül enthalten, wobei meist Glukose, Galaktose und Rhamnose in Betracht kommt. In Gegenwart von Rhamnose scheinen nicht immer einfache, molare Verhältnisse zwischen diesem Zucker und der etwa gleichzeitig vorhandenen Hexose vorzuliegen (vgl. Willstätter und Zollinger<sup>2</sup>).

B. Verf. hat a. a. O. nachgewiesen, daß Flavonole bei der Autolyse von Pflanzenorganen (*Paeonia*), wie auch in der lebenden Pflanze (*Polygonum compactum*) zu Anthocyanen hydriert werden können; im letzteren Fall zeigte sich, daß im Licht die Hydrierung eines Flavonols zu einer Anthocyanidinpseudobase vor sich geht und im Dunkeln der gegenläufige Prozeß sich abspielt.

### III. Das Vorkommen von Anthocyanen und Flavonolen gleichen Glukosidcharakters in einer und derselben Pflanze.

#### 1. Vorbemerkung.

Eine Reihe von Fällen zeigt, daß in der Pflanze Stoffe gepaart sein können, die sich voneinander nur in der Oxydationsstufe unterscheiden. Hierher gehören u. a.: das Chlorophyll a und Chlorophyll b ( $a = \text{MgN}_4\text{C}_{55}\text{H}_{72}\text{O}_5$ ,  $b = \text{MgN}_4\text{C}_{55}\text{H}_{70}\text{O}_6$ ), das Carotin und Xanthophyll ( $\text{Car.} = \text{C}_{40}\text{H}_{56}$ ,  $\text{X} = \text{C}_{40}\text{H}_{56}\text{O}_2$ ), ferner die Atmungschromogene mit den zugehörigen Pigmenten. Beim Chlorophyll und Carotin ist nicht erwiesen, ob eine ständige Umwandlung der beiden Oxydationsstufen ineinander in der lebenden Zelle vor sich geht und ob bejahendenfalls dieser Vorgang für die Funktion der betreffenden Stoffe von Belang ist; Willstätter und Stoll<sup>3</sup> lehnen eine solche Möglichkeit

<sup>1</sup>) Noack, Kurt. Zeitschr. f. Bot. 1918. 10, 561.

<sup>2</sup>) Willstätter und Zollinger. Liebigs Ann. 1916. 412, 166.

<sup>3</sup>) Willstätter und Stoll, Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure. Berlin. 1918. S. 3 ff.

ab auf Grund der Tatsache, daß das Verhältnis der beiden Chlorophyllfarbstoffe nicht, das der Carotinoide im allgemeinen nicht erheblich verändert werden kann. Damit ist jedoch die Frage noch nicht erledigt, indem das konstante Verhältnis der beiden zusammengehörigen Komponenten auch das Resultat einer Gleichgewichtseinstellung der Oxydations- und Reduktionsprozesse sein könnte. Eine solche Gleichgewichtseinstellung ist bei dem dritten der erwähnten Stoffpaare, den Atmungspigmenten bzw. »Chromogenen«, gegeben, deren Funktion im Atmungsstoffwechsel nach Palladin<sup>1</sup> und Heinr. Wieland<sup>2</sup> mit Sicherheit in der Wandlung ihrer Oxydationsstufe zu erblicken ist; hierbei ist das Gleichgewicht in der lebenden Pflanze fast vollständig nach der Seite der hydrierten Stufe verschoben.

Wenn nun berücksichtigt wird, daß auch der Assimilationsprozeß letzten Endes einen Wandel der Oxydationsstufe darstellt, so ist doch die Frage aufzuwerfen, ob nicht Stoffe leicht veränderlicher Oxydationsstufe in Form einer Reaktionskopplung hierbei ähnlich wie bei der Atmung beteiligt sind derart, daß bei Sistierung der Assimilation eine Verschiebung des Gleichgewichts stattfindet, so wie es nach dem Aufhören der Atmung bei den Atmungschromogenen zugunsten einer Anreicherung an Atmungspigment der Fall sein kann.

Im folgenden sucht der Verfasser zu zeigen, daß die Anthocyane und ihre dehydrierte Stufe, die Flavonole, in der angegebenen Weise bei der Assimilation beteiligt sein können. Den Ausgangspunkt der Überlegungen bildete die herbstliche Anthocyanbildung in Blättern, die ja zeitlich mit dem Aufhören der Assimilation zusammenfällt und in Anbetracht des Flavonolreichtums solcher Blätter zum Schlusse führen kann, daß dem System Flavonol – Anthocyan in der Assimilation die oben charakterisierte Rolle zufällt. Jedoch ist dabei eine Bedingung zu stellen, die sich aus den bis jetzt über das Flavonolvorkommen bekannten Tatsachen nicht hinreichend ersehen läßt: es muß in einem und demselben Organ, wenn auch in verschiedenen Zeiten der Entwicklung, ein Flavonol und ein Anthocyan vor-

<sup>1</sup>) Palladin. Biochem. Zeitschr. 1914. 60, 170.

<sup>2</sup>) Wieland, Heinr. Ber. chem. Ges. 1912. 45; I, 679, II, 2606; 1913. 46, III, 3327.



handen sein, die sich nur in ihrer Oxydationsstufe unterscheiden, also den gleichen Glukosidcharakter tragen und prinzipiell gleiche Konstitution ihres Aglukons besitzen; außerdem muß in den rein grünen Organen dieses Flavonol jederzeit vorhanden sein.

Bekanntlich wird in der Pflanze oft eine Mehrheit von Flavonolen angetroffen, die durch die Verschiedenheit sowohl des Glukosidcharakters als auch der Konstitution des Aglukons bedingt ist. So ist häufig in der Pflanze ein Quercetinglukosid mit Quercetin als Aglukon vergesellschaftet; ferner fand z. B. Perkin<sup>1</sup> in den Blüten von *Gossypium herbaceum* drei Flavonolglukoside verschiedenen Aglukoncharakters mit je einem Molekül Dextrose: Quercimerittrin, Gossypitrin, Isoquercitrin. Ähnlich fand Willstätter allenthalben verschiedene Anthocyanine in einem und demselben Organ.

Angesichts dieser Mannigfaltigkeit, die eine Analogie in der Vergesellschaftung mehrerer nahe verwandter Alkaloide in einem und demselben Organ findet, ist es natürlich schwierig, das Vorkommen eines zusammengehörigen Flavonol-Anthocyanpaares in der Pflanze nachzuweisen. Wie verwickelt die Erscheinungen sind, mag daraus hervorgehen, daß Willstätter und Mallison<sup>2</sup> in den Blüten der tiefgelben Varietät des Stiefmütterchens Rutin (Quercetinrhamnoglukosid) antrafen, während Willstätter und Weil<sup>3</sup> in der braun blühenden Varietät derselben Gattung ein Violanin benanntes Anthocyanidinrhamnoglukosid fanden, das als Aglukon Delphinidin enthält und somit nicht die Reduktionsstufe des Quercetins darstellt, sondern im Aglukon die Konstitution eines andern Flavonols, des Myricetins, besitzt. Nun hat gerade an diesem Fall Everest<sup>4</sup> wahrscheinlich machen können, daß zwischen Anthocyan und Flavonol innerhalb einer und derselben Blüte genetische Beziehungen bestehen; er untersuchte die purpurschwarze Varietät des Stiefmütterchens und fand wie Willstätter und Weil ein Delphinidin enthaltendes Anthocyanin neben dem zugehörigen

<sup>1</sup>) Perkin, A. G. Journ. chem. Soc. 1909. 95, II, 2181.

<sup>2</sup>) Willstätter und Mallison. Liebigs Annal. 1915. 408, 158.

<sup>3</sup>) Willstätter und Weil. Ebenda. 1916. 412, 182.

<sup>4</sup>) Everest. Proc. Roy. Soc. 1918. Ser. B. 90, 251; Referat: Chem. Centralbl. 1918, II, 89, 961.

Myricetin, das er wenigstens durch Farbreaktionen mit Wahrscheinlichkeit identifizieren konnte.

Um nun auf diese Weise einen allgemeinen Einblick in den genetischen Zusammenhang zwischen Anthocyanen und Flavonolen in den einzelnen Pflanzen zu erhalten, ist es natürlich nötig, Übereinstimmung sowohl in der Aglukonkonstitution wie auch im Glukosidcharakter nachzuweisen. Die von Combes<sup>1</sup>, Everest<sup>2</sup>, dem Verf.<sup>3</sup> u. a. erzielten Ergebnisse bei der Hydrierung von Flavonolen in Pflanzenextrakten sind für diese Frage nicht verwendbar, da die genannten Punkte hierbei nicht näher berücksichtigt wurden. Der eine Teil der Aufgabe, die Identifizierung der Aglukone, kann nur auf präparativem Wege befriedigend gelöst werden und setzt, abgesehen von andern Schwierigkeiten, beträchtliche Mengen an Untersuchungsmaterial voraus, zumal hier, wo es sich um die im Vergleich zu den Blüten relativ farbstoffarmen vegetativen Organe handelt; dasselbe gilt von der Identifizierung der einzelnen Zuckerarten. Leichter ist dagegen die Glukosidstufe der Anthocyane und, wie aus folgendem hervorgeht, auch der Flavonole in allgemeinen Zügen zu bestimmen, so daß sich der Verf. auf diesen zweiten Punkt beschränkte. Es ist damit freilich die gestellte Hauptaufgabe, die genetischen Beziehungen zwischen Anthocyanen und Flavonolen innerhalb derselben Pflanze festzustellen, nur zum Teil in Angriff genommen; immerhin ist damit eine Unterlage für weitere Untersuchungen geschaffen worden.

Die Aufgabe präzisiert sich also dahin, in vegetativen Organen mit der Fähigkeit der Anthocyanbildung ein Flavonol aufzufinden, das seiner Glukosidstufe nach mit dem von der Pflanze gebildeten Anthocyanin übereinstimmt, wobei natürlich sämtliche in dem betreffenden Organ greifbaren Flavonole berücksichtigt werden mußten. Zur Unterscheidung der verschiedenen Glukosidstufen wurde eine Methode mit herangezogen, die bis jetzt nicht bekannt ist und auf eine einfache Weise die Unterscheidung zwischen Glukosid und Aglukon erlaubt.

<sup>1</sup>) Combes. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris. 1911. 153, 886. 1913. 157, 1002, 1454. 1914. 158, 272.

<sup>2</sup>) Everest. Proc. Roy. Soc. 1914. 87, 444.

<sup>3</sup>) Noack, Kurt. l. c.

## 2. Die Unterscheidung zwischen glukosidischem und zuckerfreiem Flavonol mittels Hydrierung zu Anthocyanfarbstoffen.

Willstätter hydrierte Quercetin, ein Aglukon, in salzsaurer-alkoholischer Lösung mittels Na-Amalgam oder Mg in Gegenwart von Quecksilber und erhielt dabei sofort das rote Cyanidinfarbsalz. Der Verf. hat a. a. O. nachgewiesen, daß die Hydrierung von Flavonolen auch in amylalkoholischer Lösung mittels Zn, Mg und HCl in der Kälte ausgeführt werden kann; bei der Untersuchung der verschiedenen Pflanzenextrakte zeigte sich jedoch häufig, daß die ursprünglich gelbe Lösung während der Hydrierung nur farblos wurde und erst beim Erhitzen in Gegenwart von HCl sich rötete. Hieraus war gemäß der S. 2 angeführten Gleichung zu folgern, daß in diesem Fall die theoretisch zu fordernde Zwischenstufe der farblosen Anthocyanpseudobase in greifbarer Menge entsteht und die Wirkung der Erhitzung in der Isomerisierung zum Farbsalz besteht. Da nun diese Erscheinung nicht regelmäßig auftrat, sondern sich in vielen Fällen schon während der in der Kälte vorgenommenen Hydrierung eine schöne Rotfärbung einstellte, wurde das Verhalten chemisch reiner Flavonole auf diesen Punkt hin näher untersucht. Als Ausgangspunkt diente die Tatsache, daß die Pseudobasen der Anthocyanidine, d. h. der zuckerfreien Verbindungen, sich erst beim Erhitzen in saurer Lösung in das rote Farbsalz umwandeln, während die (glukosidischen) Anthocyanine schon in der Kälte beim Ansäuern aus der Pseudobase in das Farbsalz übergehen (vgl. S. 2f.). Eine Einschränkung besteht insofern, als die Anthocyanidinpseudobasen, wenn sie in konzentrierter Lösung gegeben sind, sich ebenfalls schon in der Kälte auf Säurezusatz rasch in das Farbsalz umwandeln.

Untersucht wurden zwei Flavonole, die sich nur im Glukosidcharakter voneinander unterscheiden: Quercitrin (= Quercetin-rhamnosid) und Quercetin (Aglukon).

Wird eine amylalkoholische Lösung von Quercitrin beliebiger Konzentration mit Zn und 15proz. Salzsäure bei Zimmertemperatur behandelt, so tritt innerhalb 5 Minuten eine schöne Rotfärbung auf; beim Erhitzen der abfiltrierten amylalkoholischen Schicht im kochenden Wasserbad tritt keine wesentliche Vertiefung des Farbtons auf. Wird dagegen eine verdünnte amyl-



alkoholische Lösung von Quercetin ebenso hydriert, so ist während der Hydrierung, auch wenn sie stundenlang ausgedehnt wird, keine Rötung, sondern nur ein Abblassen der gelben Farbe wahrzunehmen; erst beim Erhitzen der abfiltrierten amyalkoholischen Schicht in Gegenwart von Salzsäure tritt in wenigen Minuten eine intensive Rotfärbung auf. Dasselbe ist der Fall, wenn eine Quercitrinlösung vor der Hydrierung mit 10proz. Schwefelsäure bei 100° hydrolisiert wird.

Die Erklärung dieses Unterschieds ergibt sich ohne weiteres aus dem oben Gesagten: in beiden Fällen entstehen bei der Hydrierung die farblosen Farbstoffpseudobasen, von denen jedoch die glukosidische in der sauren Lösung weit unbeständiger ist als die zuckerfreie und sich sofort in das Farbsalz umwandelt.

Wie schon bemerkt, geht die Isomerisierung der zuckerfreien Pseudobase in konzentrierter Lösung rascher vor sich als in verdünnter; auch diese Erscheinung läßt sich bei der Quercetinhydrierung feststellen. Es wurden zwei amyalkoholische Lösungen mit 0,5 % bzw. 0,05 % Quercetin hergestellt; die stärker konzentrierte wurde bei der Hydrierung sofort rot und vertiefte nach 5 Minuten filtriert und erhitzt ihren Farbton nach Dunkelrot, während die schwächere Lösung während der Hydrierung farblos blieb und erst beim Erhitzen schön rot wurde.

Der sowohl bei der Quercitrin- als bei der Quercetinhydrierung erhaltene rote Farbstoff war in Gegenwart schwacher Säure, z. B. 1/2proz. HCl, auch beim Erhitzen durchaus beständig und stellt daher Cyanidin bzw. Cyanidinrhamnosid dar, und nicht das in verdünnter Säure unbeständige Allocyanidin, das Willstätter ausschließlich oder als Hauptprodukt neben Cyanidin bei der Quercetinhydrierung erhalten hat und das offenbar eine weitere Hydrierungsstufe des Quercetins unter Sprengung des Pyronrings darstellt. Wenn im vorliegenden Fall die Flavonolhydrierung schonender verlief als bei der Versuchsanordnung Willstätters, so ist dies wohl einer Bremswirkung des als Lösungsmittel verwandten Amylalkohols zuzuschreiben.

Beachtenswert ist, daß bei der Hydrierung des Quercitrins sehr rasch eine Zuckerabspaltung einsetzt, die aber erst nach der Reduktion erfolgen kann, wie die Raschheit der Isomeri-

sierung zum roten Farbsalz zeigt. Wofern nämlich die Hydrierung nicht nach wenigen Minuten unterbrochen wird, ist das im Amylalkohol enthaltene Reduktionsprodukt zwischen diesem und verdünnter Säure nicht verteilbar, wie es allgemein bei Anthocyanmonoglukosiden und rhamnosehaltigen Diglukosiden der Fall ist; nur bei rascher Unterbrechung der Hydrierung kann eine solche Verteilungsfähigkeit festgestellt werden. Für die Zuckerabspaltung bei etwas längerer Hydrierung spricht auch der Umstand, daß die mit Na-Azetat gewaschene, neutrale amyalkoholische Lösung sich nur langsam entfärbt und die so entstandene Pseudobase nicht sofort bei Säurezusatz, sondern erst bei darauffolgendem Erhitzen ins Farbsalz überging. Diese reduktive Spaltung des Quercitrins wurde schon von Everest (a. a. O.) festgestellt, jedoch von Willstätter<sup>1</sup> bestritten. Sie ist auch bei andern Flavonolglukosiden in mehr oder minder ausgeprägter Weise vorhanden, z. B. beim Rutin (Quercetrin-rhamnoglukosid); wird dieses in amyalkoholischer Lösung 5 Minuten hydriert, so läßt sich der entstandene rote Farbstoff mit 1proz. Schwefelsäure fast vollständig dem Amylalkohol entziehen, während nach zweistündiger Hydrierung der größte Teil des Farbstoffs nicht mehr auf diese Weise dem Amylalkohol entzogen werden kann. Auch chemisch reines Cyanidindiglukosid (Cyanin), das in Gegenwart von HCl etwas in Amylalkohol löslich ist und in dieser Lösung hydriert wird, erfährt hierbei eine Spaltung.

In der im vorigen beschriebenen Hydrierungsmethode ist nun ein Hilfsmittel gegeben, um auch in Pflanzenextrakten den Glukosidcharakter eines darin enthaltenen Flavonols zu bestimmen; denn es zeigte sich, wie späterhin noch näher auszuführen sein wird, daß aus sauren Pflanzenextrakten nicht nur die zuckerfreien Flavonole, sondern auch eine bestimmte Gruppe der Flavonolglukoside mit Amylalkohol ausgeschüttelt werden können. Es ist aus dem S. 7 angeführten Grunde nur darauf zu achten, daß im Falle sofortiger Rotfärbung bei der Hydrierung die amyalkoholische Lösung nicht zu konzentriert ist; d. h. es muß in diesen Fällen die Hydrierung des fraglichen Flavonols in verschiedenen Verdünnungen vorgenommen werden.

<sup>1</sup>) Willstätter und Mallison. Sitzgsber. pr. Ak. d. Wiss. Berlin. 1914. 29, 772.

### 3. Die Unterscheidung zwischen Gruppen verschiedenen Glukosidcharakters innerhalb der glukosidischen Flavonole.

Die Anthocyanfarbstoffe lassen sich nach Willstätter auf Grund ihrer Löslichkeit in Amylalkohol in drei Gruppen einteilen, die sich in ihrem Glukosidcharakter voneinander unterscheiden. Die Anthocyanidine lassen sich aus saurer Lösung mit Amylalkohol vollständig ausschütteln; die Anthocyanmonoglukoside und die rhamnosehaltigen Diglukoside verteilen sich zwischen Amylalkohol und schwefelsaurer Lösung; die übrigen Anthocyan diglukoside lassen sich mit Amylalkohol aus schwefelsaurer Lösung nicht extrahieren. Dasselbe Verhalten zeigen die Anthocyane auch in Pflanzenextrakten, die mit Schwefelsäure angesäuert sind.

Angesichts der engen Verwandtschaft zwischen Anthocyanen und Flavonolen lag es nun nahe, auch bei den Flavonolen auf ein ähnliches Verhalten gegen Amylalkohol nach Maßgabe ihres Glukosidcharakters zu schließen.

Was den Glukosidcharakter der Flavonole betrifft, so ist die Tatsache auffallend, daß die meisten Flavonole, soweit sie nicht als Aglukone vorkommen, in der Form von Monoglukosiden oder rhamnosehaltigen Diglukosiden bekannt sind, während das Vorkommen rhamnosefreier Anthocyan diglukoside im Pflanzenreich weit verbreitet ist. Rhamnosefreie Flavonoldiglukoside wurden offenbar nur selten bis jetzt als solche charakterisiert. Zu erwähnen ist hier ein Befund Tutins<sup>1</sup>, der aus Sennablättern neben Kämpferol eine von ihm Kämpferin benannte Substanz isolierte, die aus Kämpferol und 2 Mol. Glukose besteht ( $C_{27}H_{30}O_{16}$ ). Zur Isolierung dieses Glukosids verwandte er Amylalkohol derart, daß er die saure Ausgangslösung zunächst neutralisierte, worauf er durch vielfach wiederholtes Ausschütteln mit Amylalkohol die Substanz der wäßrigen Schicht entziehen konnte. Wenn auch Tutin keine diesbezüglichen Angaben macht, so geht aus seiner Methode doch wohl hervor, daß das Kämpferin aus saurer Lösung nicht in Amylalkohol übergeht und daß zu seiner Extrahierung aus neutraler wäßriger Lösung große Amylalkoholmengen erforderlich sind. Es scheint sich also dieses Flavonoldiglukosid gegenüber Amylalkohol wie ein rhamnosefreies diglukosidisches Anthocyan zu verhalten.

<sup>1</sup>) Tutin. Journ. chem. Soc. Trans. 1913. 103, 2. S. 2006.



Um nun zunächst die rhamnosefreien Anthocyanidglukoside in einfache genetische Beziehung zu den Flavonolen zu bringen, war die Frage zu erledigen, ob die Verbreitung von Flavonolen analoger Glukosidstufe in den Pflanzen nicht größer ist, als bis jetzt bekannt ist und ob ihr Nachweis auf Grund eines den entsprechenden Anthocyaninen ähnlichen Verhaltens gegenüber Amylalkohol geführt werden kann. Dieser Nachweis ließ sich tatsächlich bei einer Reihe von Pflanzenextrakten erbringen und mag hier, ehe auf Einzelheiten eingegangen wird, im Prinzip geschildert werden.

Bei der Untersuchung flavonolhaltiger, mit  $\text{H}_2\text{SO}_4$  angesäuerter Pflanzenextrakte zeigte sich in der Regel die Tatsache, daß dem Extrakt durch wiederholtes Ausschütteln mit Amylalkohol zuckerfreie und glukosidische Flavonolderivate quantitativ entzogen werden konnten, ohne daß jedoch der Flavonolgehalt der wäßrigen Lösung damit erschöpft worden wäre. Wenn nämlich die mit Amylalkohol ausgewaschene, leicht gelblich gefärbte Lösung in Gegenwart von 15proz. Schwefelsäure einige Minuten im kochenden Wasserbad erhitzt wurde, nahm sie einen intensiver gelben Farbton an und gab den Farbstoff an Amylalkohol quantitativ ab. In einer Reihe von Fällen ließ sich nun diese amyalkoholische Lösung mittels Zinkstaub und Magnesium in Gegenwart von Salzsäure zur Farblosigkeit hydrieren, worauf sie, nach Filtrieren über Salzsäure erhitzt, schön rot wurde. Der Farbstoff verhielt sich gegen Na-Acetat usw. wie ein Anthocyanidin, während der Flavonolcharakter der noch nicht hydrierten Substanz dadurch sichergestellt werden konnte, daß sie aus der amyalkoholischen Lösung mit intensiv gelber Farbe in Soda-lösung überging.

In diesen Pflanzenextrakten war also neben den durch Amylalkohol direkt extrahierbaren Flavonolen ein weiteres Flavonol vorhanden, das erst nach Erhitzen mit stärkeren Säuren in Amylalkohol überging, d. h. es muß sich um ein Flavonol handeln, das beim Erhitzen Zucker abspaltet, als Aglukon in Amylalkohol übergeht und gemäß den im vorigen Abschnitt erwähnten Tatsachen bei der Hydrierung sich zunächst in die beständige Anthocyanidinpseudobase umwandelt, die erst beim Erhitzen

sich zum roten Farbsalz isomerisiert. Unter Berücksichtigung der nahen Verwandtschaft zwischen Anthocyanen und Flavonolen und der damit wahrscheinlichen Übereinstimmung im Verhalten gegen Amylalkohol läßt sich daher der Schluß ziehen, daß hier eine Substanz vorliegt, die im frischen Extrakt als rhamnosefreies Diglukosid enthalten ist.

Diese Auffassung konnte noch näher begründet werden durch Ergebnisse, die sich an reinem Cyanin, nach der Vorschrift Willstätters aus Dahliablüten hergestellt, erzielen ließen. Da die Anthocyane eine Reduktionsstufe der Flavonole darstellen, müssen sie durch oxydierende Mittel in Flavonole oder wenigstens in diesen nahestehenden Verbindungen überführt werden können. Wenn nun als Ausgangsmaterial ein diglukosidisches Anthocyanin, in diesem Fall das 2 Mol. Glukose enthaltende Cyanin gewählt wird, muß eine diglukosidische Oxydationsstufe entstehen, deren Verhalten gegen Amylalkohol geprüft werden kann. Eine Oxydation des zuckerfreien Farbstoffs, des Cyanidins, hat Willstätter<sup>1</sup> schon vorgenommen, indem er eine alkoholische Cyanidinlösung mit verdünntem Wasserstoffsuperoxyd erwärmte. Die Lösung wurde farblos und auf Erhitzen mit wenig HCl gelb, worauf er mittels Ätherextraktion ein gut kristallisierendes Produkt gewann, das mit Alkali tief gelbe Lösungen liefert. Weiter ging Willstätter auf die Substanz nicht ein.

Im Anschluß an diesen Befund wurde nun eine Oxydation des Cyanins mit  $\text{H}_2\text{O}_2$  vorgenommen, wobei aber aus nachher zu besprechenden Gründen vorsichtig verfahren werden mußte. Eine Lösung von 0,05 g Cyaninchlorid in 100 ccm Wasser, das 0,1 Gew. %  $\text{H}_2\text{O}_2$  enthielt, wurde 17 Stunden bei Zimmertemperatur stehen gelassen und hierauf mit  $\text{H}_2\text{SO}_4$  angesäuert; die Lösung war fast farblos und wurde nun mit Amylalkohol ausgeschüttelt, der sich leicht gelb färbte und beim Erhitzen über verdünnter Salzsäure nachdunkelte. Die Ausschüttelung wurde mit 3 weiteren Amylalkoholportionen wiederholt; die letzte Portion blieb beim Erhitzen farblos. Wurde nun die mit Amylalkohol ausgewaschene wäßrige Schicht mit  $\text{H}_2\text{SO}_4$  stärker angesäuert und 3—5 Minuten auf  $100^\circ$  erhitzt, so färbte sich

<sup>1</sup>) Willstätter und Everest. Lieb. Ann. 1913. 401, 231.

die Lösung stark gelb und gab den Farbstoff quantitativ an Amylalkohol ab. Versuche mit geringeren  $H_2O_2$ -Mengen (0,05—0,01 Gew. %) verliefen ebenso, aber langsamer. Auch wenn die Oxydation in 70proz. Alkohollösung bei 40° vorgenommen wurde, konnte nach Vertreibung des Alkohols bei 40° und Aufnahmen des Rückstands in verdünnter Schwefelsäure mittels Amylalkohol eine Fraktionierung des gelben Oxydationsprodukts in zwei Substanzen vorgenommen werden.

Dieser Befund ist so zu deuten: Die Einwirkung von  $H_2O_2$  hat eine Oxydation des Cyanins zu einem fast farblosen Stoff zur Folge, der ebenso wie die in Pflanzenextrakten enthaltene betreffende Substanz sich beim Erhitzen mit HCl gelb färbt. Ein Teil des Ausgangsmaterials wird jedoch hierbei oxydativ in Zucker und Aglukon gespalten, das in Amylalkohol übergeht und der wäßrigen Lösung durch viermaliges Ausschütteln mit Amylalkohol quantitativ entzogen werden kann. Der größere Teil des Oxydationsprodukts behält jedoch den Zucker bei und ist mit Amylalkohol erst nach der Säurehydrolyse extrahierbar. Die oxydative Zuckerabspaltung konnte mittels der Osazonprobe nachgewiesen werden.

Damit ist wohl die Berechtigung erwiesen, die in Pflanzenextrakten enthaltenen Stoffe, die erst nach Erhitzen mit Säure in eine amyalkohollösliche, zu rotem Farbstoff hydrierten Substanz übergehen, als Flavonoldiglukoside und zwar wahrscheinlich als rhamnosefreie zu betrachten.

Zwischen dem in vitro erhaltenen Oxydationsprodukt des Cyanins und den besagten, in Pflanzenextrakten vorkommenden Stoffen besteht allerdings ein Unterschied insofern, als das Oxydationsprodukt aus Cyanin sich nicht mehr mittels Zn, Mg und Salzsäure zu rotem Farbstoff hydrieren ließ, weder in amyalkoholischer Lösung, noch auch vor der Säurehydrolyse in der wäßrigen Lösung mit und ohne Alkoholzusatz. Es wurde in allen Fällen bei der Reduktion zwar eine Entfärbung erzielt, jedoch erfolgte beim nachherigen Erhitzen höchstens eine Wiederherstellung des gelben Farbtons. Es ist jedoch zu bemerken, daß auch in zahlreichen bis jetzt nicht erwähnten Pflanzenextrakten derselbe Fall angetroffen wurde. Es scheint also.



daß die Oxydation des Cyanins durch  $\text{H}_2\text{O}_2$  einen tieferen Eingriff in das Molekül bedeutet, der vielleicht nach Analogie der Allocyanidinbildung bei der Hydrierung des Quercetins auf einer Sprengung des Pyronrings beruhen könnte. Um so mehr ist zu betonen, daß selbst dieses stärker veränderte Oxydationsprodukt sich gegenüber Amylalkohol wie ein diglukosidisches, rhamnosefreies Anthocyanin verhält.

Dasselbe Verhalten gegen  $\text{H}_2\text{O}_2$  zeigten eine Anzahl anderer, chemisch reiner Anthocyanine, die der Verf. der Liebenswürdigkeit ihres Darstellers, Herrn Geh. Rat Prof. Dr. Willstätter, verdankt, nämlich: Violanin, Malvin, Chrysanthemin, Mekocyanin und Pelargonin.

Ob sich bei den Anthocyanen durchweg diese Art der Oxydation in nicht direkt umkehrbarer Weise vollzieht, müßte natürlich erst noch entschieden werden. Es ist dies deshalb nicht wahrscheinlich, weil sich die einzelnen Anthocyane bei der entgegengesetzten Wandlung ihrer Oxydationsstufe verschieden verhalten. So läßt sich nach Willstätter und Mallison<sup>1</sup> das Cyanidin mittels Zinkpulver und Essigsäure leicht zur Farblosigkeit reduzieren und durch Luft-Sauerstoff oder  $\text{H}_2\text{O}_2$  zurückoxydieren, während das Idaein, ein Monogalaktosid des Cyanidins, sich wohl auf reduktivem Wege entfärben, aber nicht mehr rückoxydieren läßt.

Da die Flavonole infolge ihrer Hydrierbarkeit zu Anthocyanen demnach eine Oxydationszwischenstufe zwischen Anthocyan und den nicht mehr zum Farbstoff hydrierbaren Oxydationsprodukten darstellen, muß es möglich sein, auch das Quercitrin z. B. mittels  $\text{H}_2\text{O}_2$  in diese höhere Stufe überzuführen. Dies ist in der Tat der Fall; eine wäßrige mit 0,5 oder auch 0,05 Gew. %  $\text{H}_2\text{O}_2$  versetzte und 2 Tage bei 40° gehaltene Quercitrinlösung läßt sich nicht mehr zu Anthocyan hydrieren: nach der in Amylalkohol vorgenommenen Hydrierung und darauffolgendem Erhitzen resultierten nur farblose, oder bei schwächerer Oxydation (0,05 Gew. %  $\text{H}_2\text{O}_2$ ) gelb gefärbte Lösungen.

Aus dem Gesagten ergibt sich, daß die Flavonole und Anthocyane Substanzen leicht wandelbarer Oxydationsstufe

<sup>1</sup>) Willstätter und Mallison. Lieb. Ann. 1915. 408, 38.

darstellen, eine Tatsache, die für die physiologische Betrachtung sicherlich von Bedeutung ist. Methodisch wichtig ist ferner der aus diesem und dem vorigen Abschnitt hervorgehende Befund, daß Flavonole und Anthocyane und die ihnen nahestehenden höheren Oxydationsstufen gleicher Glukosidstufe sich in saurer wäßriger Lösung sehr ähnlich gegenüber Amylalkohol verhalten. Wenn von den rhamnosehaltigen Diglukosiden abgesehen wird, ergibt sich folgende Einteilung:

Ia) Anthocyanidin: } mit Amylalkohol leicht extra-  
 Ib) Flavonol als Aglukon: } hierbar.

IIa) Anthocyanmonoglukosid: { geht zum Teil in Amyl-  
 alkohol, um so mehr, je  
 saurer die wäßrige Lösung.

IIb) Flavonolmonoglukosid: { mit Amylalkohol leicht extra-  
 hierbar.

IIIa) Anthocyanindiglukosid: } mit Amylalkohol nicht extra-

IIIb) Flavonoldiglukosid: } hierbar.

Ein Unterschied besteht in der Monoglukosidgruppe; dies geht auch daraus hervor, daß in manchen amylnalkoholischen Ausschüttelungen aus unerhitzten Pflanzenextrakten der bei der Hydrierung entstehende rote Farbstoff durch Schütteln teilweise in die wäßrige, flavonolfreie Schicht überführt werden kann, also in Amylalkohol weniger löslich ist als das Ausgangsmaterial.

#### 4. Über die Beziehung zwischen Anthocyanen und Flavonolen in einzelnen Pflanzen auf Grund ihrer verschiedenen Glukosidstufe.

Die in den vorigen Abschnitten beschriebenen Methoden wurden dazu verwandt, in einer Reihe von Pflanzen die Glukosidstufe ihrer Flavonole festzustellen, um dadurch eine Beziehung zwischen Anthocyanbildung und Flavonol zu erhalten. Es wurden daher Pflanzenorgane bevorzugt, die in irgendeinem Stadium ihrer Entwicklung Anthocyan enthalten. Ganz allgemein fand sich, daß auch beim Vorhandensein eines rhamnosefreien diglukosidischen Anthocyans neben einer als Diglukosid anzusprechenden Flavonolverbindung Flavonolmonoglukoside oder auch zuckerfreie Flavonole auftreten; ferner können, wie Verf. (a. a. O.) schon festgestellt hat, auch Anthocyanidinpseudo-basen damit vergesellschaftet sein.

1. Zunächst mag die Untersuchung der Blätter von *Ribes aureum* mitgeteilt werden, die Ende August vorgenommen wurde, zu einer Zeit, in der neben rein grünen Blättern intensiv rot gefärbte an demselben Strauch vorhanden waren. Von beiden Blattsorten wurden je 10 g (Frischgewicht) mit 15 ccm 5proz. Schwefelsäure zerrieben, die Filtrate zunächst mit je 6 ccm Amylalkohol puriss. ausgeschüttelt, der nach Waschen mit verdünnter Schwefelsäure weiter untersucht wurde.

a) Grüne Blätter. Der wäßrige Extrakt war leicht gelblich und gab den gelben Stoff an Amylalkohol ab. Beim Erhitzen eines Teils der amylalkoholischen Lösung über Salzsäure vertiefte sich die Farbe etwas, ohne in Rot umzuschlagen; somit war keine Anthocyanidinpseudobase vorhanden. Der andere Teil der amylalkoholischen Lösung wurde mit Zn-Staub über 17proz. Salzsäure in Gegenwart eines Platindrahts als Kontaktmittel bei Zimmertemperatur hydriert, worauf in wenigen Minuten eine starke, rein rote Färbung auftrat; dasselbe war bei vorheriger Verdünnung der Lösung mit frischem Amylalkohol der Fall (vgl. S. 9). Wurde die rote Lösung nun vorsichtig filtriert und mit 1proz. Schwefelsäure ausgeschüttelt, so trat eine Verteilung des Farbstoffs zwischen beiden Schichten ein, derart, daß die größte Menge des Farbstoffs im Amylalkohol blieb; der in die wäßrige Schicht übergegangene Farbstoff verteilte sich weiterhin beim Ausschütteln mit neuen Mengen Amylalkohol. Es war also ein Flavonol vorhanden, das auf Grund der schon in der Kälte vor sich gehenden Farbsalzbildung während der Hydrierung als Glukosid und zwar auf Grund seiner Löslichkeit als Monoglukosid, bzw. rhamnosehaltiges Diglukosid anzusprechen ist. Willstätter gibt an, daß der größte Teil der monoglukosidischen Anthocyane beim Ausschütteln mit Amylalkohol in der wäßrigen Schicht verbleibt und zwar um so mehr, je geringer ihr Säuregehalt ist. Wenn also hier trotz der Anwendung ganz schwacher Säure nur ein Bruchteil in die wäßrige Schicht übergang, so muß dies gemäß dem S. 8f. Gesagten auf einer reduktiven Spaltung eines Teils des Glukosids in Zucker und des in Amylalkohol leicht löslichen Aglukons beruhen.

Neben diesem Glukosid war auch noch zuckerfreies Flavonol



vorhanden; dies ging daraus hervor, daß die hydrierte rote Lösung, nach Filtrieren erhitzt, an Farbtintensität noch beträchtlich zunahm, d. h., daß also eine bei der Hydrierung entstandene Anthocyanidinpseudobase, die erst bei Erhitzen vor sich gehende Umwandlung in das rote Farbsalz erlitt. Hierbei ist freilich zu berücksichtigen, daß der Farbton eines Anthocyans sich beim Erhitzen vertiefen kann; jedoch war der Farbunterschied im vorliegenden Fall vor und nach dem Erhitzen zu groß, als daß es sich um eine Alteration der glukosidischen Verbindung hätte handeln können. Außerdem konnte Verf. bei Versuchen mit Quercitrin nie eine beträchtliche Verstärkung des Farbtons beim Erhitzen der hydrierten roten Amylalkohollösungen feststellen.

Die beiden erwähnten Flavonole ließen sich mittels viermaliger Amylalkoholausschüttelung dem sauren Blätterextrakt vollständig entziehen, derart, daß sich die letzte Ausschüttelung nach Reduktion und folgendem Erhitzen nur noch kaum sichtbar rosa anfärbte. Die so ausgewaschene wäßrige Schicht wurde nun mit  $\text{H}_2\text{SO}_4$  versetzt, so, daß der Gehalt zirka 15% betrug, und einige Minuten im kochenden Wasserbad erhitzt; hierbei nahm die Lösung gelbe Farbe an, deren Träger sich mit Amylalkohol quantitativ extrahieren ließ. Die amyalkoholische Lösung wurde nun mit Zn und Mg über 17proz. Salzsäure unter Abkühlung hydriert, worauf sie blaßrot wurde und beim Erhitzen rein dunkelrote Farbe annahm. Der Farbstoff verhielt sich gegen Na-Acetat usw. wie ein Anthocyanidin. Es war also offenbar eine (rhamnosefreie) diglukosidische Flavonolverbindung vorhanden, die erst nach der Säurehydrolyse ihr Aglukon an Amylalkohol abgab, so daß bei der Hydrierung zunächst die beständige Anthocyanidinpseudobase entstand und erst beim Erhitzen die Isomerisierung zum Farbsalz erfolgte. Bemerkenswert ist, daß die Hydrierfähigkeit des aus dem Diglukosid abgespaltenen Aglukons bei längerem Erhitzen verloren geht und daher die Säurehydrolyse nicht länger als nötig ausgedehnt werden durfte.

b) Rote Blätter. Der wäßrige Extrakt war tiefrot gefärbt und gab an Amylalkohol etwas roten Farbstoff ab, so daß die Ausschüttelung hellrot, um ein Vielfaches geringer als die

wäßrige Schicht, gefärbt war. Da dieser Farbstoffanteil aus der amyalkoholischen Lösung auch nicht in Spuren mit ganz schwacher Säure extrahiert werden konnte, lag hier genuines Anthocyanidin in Form seines roten Farbsalzes vor. Wurde ein Teil der amyalkoholischen Lösung über Salzsäure erhitzt, so trat eine intensiv rote Färbung auf; es war also außerdem eine beträchtliche Menge Anthocyanidinpseudobase anwesend. Bei der unter Abkühlung vorgenommenen Hydrierung des anderen Teils der amyalkoholischen Lösung trat sofort eine Nachdunklung der ursprünglich hellroten Lösung auf, die aber auch bei Fortsetzung der Hydrierung nicht besonders stark wurde; es war also eine im Gegensatz zu den grünen Blättern nicht beträchtliche Menge eines Flavonolmonoglukosids vorhanden.

Hier war die Frage zu erörtern, ob das Auftreten der roten Farbe bei der Hydrierung tatsächlich auf dem Vorhandensein eines Flavonols beruhte und nicht dadurch bedingt war, daß ein Teil der ja ebenfalls vorhandenen Anthocyanidinpseudobase auf Grund der bei der Hydrierung auftretenden, wenn auch lokalisierten, Reaktionswärme sich ins Farbsalz umwandelte. Diese Möglichkeit wurde an einer neutralen wäßrigen Lösung reinen Cyanidins nachgeprüft, das durch Stehenlassen zur Pseudobase isomerisiert und hierauf nach Ansäuern in Amylalkohol aufgenommen worden war: selbst nach zweistündiger Hydrierung war keine Rötung erfolgt. Es besteht also die obige Folgerung zu Recht.

Wie bei den grünen Blättern, ließ sich auch hier die wäßrige Ausgangslösung durch viermaliges Waschen mit Amylalkohol vollständig von den angeführten Substanzen befreien und war, wie erwähnt, tiefrot gefärbt; sie enthielt also Anthocyanin als rhamnosefreies Diglukosid, das erst nach Erhitzen mit stärkerer Schwefelsäure sein Aglukon an Amylalkohol abgab.

Aus diesen an grünen und roten Blättern erhaltenen Befunden lassen sich nun genetische Beziehungen zwischen Flavonol und Anthocyan herstellen. Jedoch bleiben sie in zwei Punkten lückenhaft, da in den Extrakten aus roten Blättern weder das Vorhandensein von zuckerfreiem Flavonol noch von diglukosidischem geprüft werden konnte. Das eine war unmöglich, weil

die nach der Hydrierung vorzunehmende Erhitzung gleichzeitig die reichlich vorhandene Anthocyanidinpseudobase zum Farbsalz isomerisierte, das andere, weil die nach der Säurehydrolyse vorgenommene Amylalkoholausschüttelung auch das abgespaltene Anthocyanidin in großer Menge enthielt. Diese Lücke ist jedoch bedeutungslos; denn das Vorhandensein der beiden betreffenden Stoffe auch in den roten Blättern ist schon aus dem Grunde anzunehmen, weil die künstliche Flavonolhydrierung nicht quantitativ verläuft.

Es lassen sich also zwischen den einzelnen Flavonolen und Anthocyanen der Ribesblätter folgende Beziehungen aufstellen:

grüne Blätter:		rote Blätter:
1. zuckerfreies Flavonol, kein Anthocyanidin,	→	viel Anthocyanidinpseudobase und etwas zuckerfreies Farbsalz.
2. viel Flavonolmonoglukosid (bzw. rhamnosehaltiges Di- glukosid),	↗	wenig Flavonolmonoglukosid (bzw. rhamnosehaltiges Diglu- kosid),
3. viel Flavonoldiglukosid, kein Anthocyanindiglukosid,	→	viel Anthocyanindiglukosid (vermutlich auch Flavonol- diglukosid).

Dieselben Flavonole, die in den grünen Blättern im August gefunden wurden, ließen sich nun schon in ganz jungen, grünen Blättern im April wie auch während des Sommers nachweisen, wenn auch der Flavonolgehalt der jungen Blätter im ganzen etwas geringer war. Infolgedessen ist wohl der Schluß berechtigt, daß in den Ribesblättern zur Zeit der herbstlichen Rötung eine Hydrierung der verschiedenen Flavonole stattfindet, die, soweit die Hydrierung des Flavonoldiglukosids in Betracht kommt, ihren sichtbaren Ausdruck in der Rötung des Blattes findet; gleichzeitig scheinen Zuckerabspaltungen vor sich zu gehen, da der Gehalt an Flavonolmonoglukosid, bzw. rhamnosehaltigem Diglukosid, in roten Blättern abnimmt und dafür in diesen eine starke Anreicherung an Aglukon in hydrierter Stufe nachweisbar ist.

Zu bemerken ist noch, daß die rot gefärbten Blätter zur Zeit der Untersuchung nicht als absterbende zu betrachten waren, da sie sich noch wochenlang frisch am Strauch erhielten.



wenn auch ihre Chloroplasten desorganisiert waren. Auf diesen Befund ist noch späterhin zurückzukommen.

Da verdünnte Schwefelsäure nicht das günstigste Extraktionsmittel für Flavonole darstellt, wurde noch eine Extraktion in alkoholischer wäßriger Lösung vorgenommen, um noch einige weitere Eigenschaften der betreffenden Stoffe untersuchen zu können. 50 g frische grüne Blätter wurden im August mit schwach soda-alkalischem Wasser extrahiert und das intensiv gelbe Filtrat mit Schwefelsäure ganz schwach angesäuert. Die Lösung wurde im Vakuumexsikkator bei 37° fast zur Trockne eingedampft, der braungelbe Rückstand mit Methylalkohol aufgenommen und über Nacht stehen gelassen. Hierbei ging ein Teil der Substanz gelb in Lösung (I), ein anderer blieb als gelber Rückstand (II) zurück.

Die mit Wasser verdünnte Lösung (I) wurde mit  $\text{FeCl}_3$  dunkelgrün und gab mit Bleiazetat einen gelben Niederschlag, der sich beim Erhitzen nicht veränderte. Nach Vertreibung des Methylalkohols und Ansäuern ließ sich der gelbe Farbstoff mit Amylalkohol fast vollständig extrahieren.

Der Rückstand II wurde mit Amylalkohol aufgenommen, worin er sich teilweise löste. Der abfiltrierte Rückstand wurde mit Methylalkohol gewaschen, bis die Waschflüssigkeit farblos abfloß, und in Wasser aufgenommen, worin er sich leicht mit orangegelber Farbe löste.  $\text{FeCl}_3$ -Zusatz gab auch hier grüne Färbung, jedoch war der Niederschlag mit Bleiazetat nur leicht gelblich gefärbt. Die mit Säure versetzte Lösung gab ihren Farbstoff erst nach Erhitzen an Amylalkohol ab; die amylnalkoholische Lösung entfärbte sich bei der Hydrierung mit Zn und Mg und wurde bei darauf folgendem Erhitzen rein rot.

Es unterscheidet sich also die als rhamnosefreie Flavonoldiglukosid anzusprechende Substanz von den übrigen Flavonolen der Ribesblätter durch ihre geringe Löslichkeit in Methyl- und Amylalkohol, wie auch durch die blasse Farbe ihres Bleiniederschlags; diese könnte freilich auch für eine der amylnalkohollöslichen Komponenten typisch sein und von der intensiven Färbung der anderen Komponente verdeckt werden.

2. Im Prinzip gleich verhielten sich die sauren Auszüge, die aus *Pelargonium*laubblättern gewonnen wurden. Die

farblosen Extrakte aus grünen Blättern gaben an Amylalkohol leicht gelblichen Farbstoff ab, der beim Erhitzen über Salzsäure stärker gelb wurde; Reduktion in der Kälte ergab auch in verdünnten Amylalkohollösungen schön roten Farbstoff mit Anthocyancharakter, dessen Farbton sich beim Erhitzen nur unwesentlich verstärkte. Mit der dritten amyalkoholischen Ausschüttelung war die wäßrige Lösung von dieser Flavonolkomponente befreit und nahm beim Erhitzen mit 15proz. Schwefelsäure eine gelbe Färbung an, die quantitativ in Amylalkohol überging. Wurde diese Amylalkohollösung nun mit  $Zn + Mg$  hydriert, so entfärbte sie sich und wurde beim Erhitzen hellrot. Es war also eine monoglukosidische, eventuell rhamnosehaltige diglukosidische, Flavonolverbindung gepaart mit einem rhamnosefreien Flavonoldiglukosid vorhanden. In roten Blättern derselben Pflanze konnte das amyalkohollösliche Flavonol und rhamnosefreies diglukosidisches Anthocyanin nachgewiesen werden.

Aglukone in Form von zuckerfreiem Flavonol bzw. Anthocyanidinpseudobase waren weder in grünen noch in roten Blättern vorhanden.

Erwähnenswert ist, daß die mittels künstlicher Hydrierung aus dem diglukosidischen Flavonol erhaltene Anthocyanidinmenge beträchtlich geringer ist, als nach der starken Gelbfärbung der Lösung vor dem Hydrieren verwertet werden konnte. Dies beruht offenbar auf der Unbeständigkeit der gelben Substanz gegen das Erhitzen, das zur Abspaltung des Aglukons vorgenommen wurde; eine Tatsache, die, wie S. 17 erwähnt, auch bei den Ribesblättern, wenn auch in geringerem Maß, in Erscheinung trat. Ein Beweis hierfür ist in dem Verhalten des amyalkohollöslichen Flavonols, das aus dem noch nicht erhitzten Pelargoniumblätterextrakt gewonnen wurde, gegeben. Wurde dieses Flavonol in seiner amyalkoholischen Lösung in Gegenwart von Säure erhitzt und dann erst hydriert, so entstand zunächst, da nun natürlich eine Zuckerabspaltung eingetreten war, eine farblose Lösung, die auf Erhitzen rot wurde, aber bedeutend schwächer gefärbt war als eine ohne vorheriges Erhitzen hydrierte Kontrollösung. Eine direkte Hydrierung des Flavonoldiglukosids in seiner wäßrigen

Lösung schlug fehl, auch als die Lösung, um eine Bremsung der Hydrierung zu erzielen, mit verschiedenen Alkoholmengen versetzt wurde.

Junge grüne Blätter verhielten sich wie die alten.

3. Laubblätter von *Zea Mays*, die im September untersucht wurden, zeigten dieselbe Erscheinungen. Der saure gelbliche Extrakt aus grünen Blättern gab seinen Farbstoff an Amylalkohol quantitativ ab; die amyalkoholische Lösung wurde beim Hydrieren nach 8 Minuten stark violettrot, ohne daß die Farbstoffmenge beim Erhitzen zunahm. Nach dreimaligem Waschen mit Amylalkohol war diese Glukosidstufe der wäßrigen Schicht vollständig entzogen; diese enthielt jedoch noch ein weiteres Flavonol: auf Erhitzen mit 15proz. Schwefelsäure wurde die Lösung intensiv gelb und gab ihren Farbstoff an Amylalkohol quantitativ ab, worauf die Lösung durch Hydrieren und folgendes Erhitzen hellrot wurde.

In roten Blättern derselben Maispflanze war neben dem amyalkohollöslichen Flavonol ein rhamnosefreies diglukosidisches Anthocyanin vorhanden.

Junge grüne Maisblätter aus 14 Tage alten Sägemehlkulturen verhielten sich wie alte grüne Blätter.

4. Verf. hat in seiner früheren Arbeit (a. a. O. S. 616) einige Angaben über den Flavonol- und Anthocyangehalt von *Ampelopsis hederacea* gemacht, die auf Grund der in vorliegender Untersuchung eingeschlagenen Methode erweitert werden konnten. In dem amyalkoholischen Auszug aus dem sauren Extrakt grüner Blätter im Juli fanden sich große Mengen sowohl von Flavonolmonoglukosid bzw. rhamnosefreiem Diglukosid, als auch von einer Anthocyanidinpseudobase: die amyalkoholische Ausschüttelung wurde bei der Hydrierung in Eiswasser, auch nach vorheriger Verdünnung mit frischem Amylalkohol, sehr rasch intensiv rot, ebenso beim Erhitzen über Salzsäure ohne Hydrierung. Aus den bei der Besprechung der Ribesblätter (S. 16f.) angeführten Gründen ist auch hier tatsächlich das Vorhandensein der beiden erwähnten Substanzen anzunehmen, wofür noch ein weiterer Anhaltspunkt in ihrem verschiedenen Verhalten gegen Amylalkohol gegeben war: vier weitere amyalkoholische Ausschüttelungen wurden beim Erhitzen über Salzsäure noch



ziemlich stark rot in abnehmendem Maß, während schon die dritte Extraktion auf dem Weg der Hydrierung nur noch geringe Farbstoffmengen lieferte; um die letzten Spuren der Anthocyanidinpseudobase zu entfernen, mußte die wäßrige Lösung zwölfmal ausgewaschen werden. Die so extrahierte wäßrige Lösung wurde beim Erhitzen mit stärkerer Säure tiefgelb und gab den Farbstoff quantitativ an Amylalkohol ab. Die Hydrierung und Erhitzung der Amylalkohollösung ergab eine hellrote Färbung, die wie bei den Pelargoniumblättern relativ schwach war; bei sehr langer Hydrierung (10 Stunden) war die Färbung wesentlich stärker. Besser ging in diesem Fall die Hydrierung in der wäßrigen Lösung unter Alkoholzusatz vor sich, bei der eine ziemlich starke Rotfärbung resultierte.

Im Prinzip gleich verhielten sich rote Blätter; ihr Anthocyanin war ein rhamnosefreies Diglukosid.

5. Ein hierher gehöriger Befund an den Laubblättern von *Lilium candidum* mag späterhin in anderem Zusammenhang geschildert werden. Es sollen dagegen noch einige Befunde an besonders flavonolreichen Organen erwähnt werden, wenn diese auch auf Grund ihrer Funktion nicht unter dem Gesichtspunkt der Assimilation, der für die vorliegende Untersuchung maßgebend war, betrachtet werden können.

6. So wurde z. B. aus den gelben Blüten von *Forsythia suspensa* mittels Extraktion durch 10proz. Schwefelsäure eine gelbe Lösung gewonnen, aus der mit Amylalkohol ein gelbgrüner Stoff erschöpfend extrahiert werden konnte. Diese Substanz wurde bei der Hydrierung in der Kälte schön rot und verteilte sich zwischen Amylalkohol und wäßriger Schicht. Es lag also ein Flavonolmonoglukosid oder rhamnosehaltiges Diglukosid vor. Die ausgewaschene, noch ziemlich stark gelb gefärbte wäßrige Schicht wurde mit stärkerer Schwefelsäure und etwas Salzsäurezusatz erhitzt dunkler gelb und gab den Farbstoff hierauf quantitativ an Amylalkohol ab; dieser konnte durch zweistündiges Hydrieren und darauffolgendes Erhitzen zu einem schön roten Farbstoff reduziert werden, der beim Neutralisieren mit Na-Azetat in Violetttrot umschlug. Außer dem ersterwähnten Flavonol war also in diesen Blüten noch ein zweites (rhamnosefreies) diglukosidisches vorhanden.

7. Ferner wurden die bekanntlich sehr Quercetinreichen Schalen der Küchenzwiebel untersucht. Der gelbliche saure Extrakt gab an Amylalkohol seinen Farbstoff ab, der bei der Hydrierung farblos und erst bei darauffolgendem Erhitzen dunkelrot wurde, entsprechend dem aglukonischen Charakter des Quercetins. Nach nochmaliger Extraktion mit Amylalkohol war der Quercetingehalt der wäßrigen Lösung erschöpft; jedoch dunkelte diese beim Erhitzen mit stärkerer Schwefelsäure nach und gab ihren Farbstoff quantitativ an Amylalkohol ab, der bei der Hydrierung farblos, beim folgenden Erhitzen hellrot wurde. Also lag auch hier neben dem zuckerfreien Flavonol ein diglukosidisches, bis jetzt offenbar noch nicht untersuchtes Flavonol vor.

In einer anderen Gruppe von Fällen war das Anthocyanin der Blätter zwischen Amylalkohol und saurer wäßriger Lösung verteilbar, lag also als Mono- bzw. rhamnosehaltiges Diglukosid vor. Bei diesen Blättern genügte natürlich die Feststellung eines amyalkohollöslichen Flavonolglukosids, um eine genetische Beziehung zwischen Anthocyan und Flavonol annehmen zu können. Jedoch wurden die betreffenden Extrakte auch auf diglukosidische Verbindungen hin untersucht, die sich tatsächlich nachweisen ließen, jedoch auf keine Weise zu roten Farbstoffen hydriert werden konnten, sich also so verhielten, wie das S. 12 beschriebene, durch  $H_2O_2$ -Einwirkung erhaltene Oxydationsprodukt aus reinem Cyanin. Ob hier eine gesetzmäßige Beziehung besteht, müßte an umfangreichem Material geprüft werden, wozu jedoch bei dem Zweck der vorliegenden Untersuchung keine Veranlassung vorlag.

Einige der hierhergehörigen Beispiele mögen, soweit sie für die im nächsten Abschnitt zu besprechenden Punkte von Belang sind, hier mitgeteilt werden.

Die Blätter zahlreicher Hederarassen sind bekanntlich in der kalten Jahreszeit mehr oder weniger rot gefärbt. Das Anthocyan der hier untersuchten Pflanze war ein Anthocyanmono- bzw. rhamnosehaltiges Diglukosid. Die amyalkoholische Ausschüttelung von rein grünen Blättern wurde beim Hydrieren sofort schön rot, derart, daß sich der Farbstoff zwischen Amyl-

alkohol und der wäßrigen Schicht verteilen ließ; beim Erhitzen dunkelte die amyalkoholische Lösung in einer Weise nach, die auf das gleichzeitige Vorhandensein einer Anthocyanidinpseudobase zurückgeführt werden mußte. Da die rasche Hydrierung in Gegenwart von Salzsäure erhitzte Lösung sich nicht rot, nur dunkler gelb färbte, war also in den Blättern ein zuckerfreies und ein monoglukosidisches, eventuelle Rhamnosehaltiges, diglukosidisches Flavonol vorhanden. Nach vollständigem Auswaschen dieser beiden Flavonole blieb die wäßrige Schicht noch stark gelb und gab nach Erhitzen mit stärkerer Säure den Farbstoff quantitativ an Amylalkohol ab, ohne daß dieser jedoch zu rotem Farbstoff hydriert werden konnte.

Die beiden amyalkohollöslichen Flavonole konnten auch in roten Blättern nachgewiesen werden, wobei die nur geringe Menge des in den Amylalkohol übergehenden Anthocyaninanteils nicht störte.

Interessant ist das Verhalten von *Cinnamomum Burmanniana*, deren Blätter in der Jugend rein weiß sind oder die verschiedenste Rotfärbung bis zu satter Tönung aufweisen, während sie späterhin rein grün werden und, auch im Mikroskop untersucht, sich frei von Anthocyan erweisen. Das Anthocyanin der roten Blätter war ein Mono- bzw. rhamnosehaltiges Diglukosid. Der Flavonolgehalt junger und alter Blätter war verschieden: Die amyalkoholische Ausschüttelung aus den Extrakten junger Blätter wurde beim Hydrieren, auch nach Verdünnen der Lösung mit weiterem Amylalkohol, sofort schön rot und dunkelte beim Erhitzen nach zu undurchsichtigem Rot, während dieselbe Lösung aus alten Blättern beim Hydrieren nur blaßrosa und erst beim Erhitzen dunkelrot wurde. In jungen Blättern war also Flavonol als Aglukon und Monoglukosid (eventuell rhamnosehaltiges Diglukosid) vorhanden, während die alten Blätter nur Aglukon aufwiesen, so daß also wohl eine fermentative Zuckerabspaltung im Lauf der Blattentwicklung anzunehmen ist. Anthocyanidinpseudobase war in keinem Fall vorhanden. Nach Auswaschen der erwähnten Flavonole mit Amylalkohol blieb auch hier eine Substanz zurück, die nach Erhitzen mit stärkerer Säure in Amylalkohol übergang und sich nicht zu rotem Farbstoff hydrieren ließ.



Aus der Zahl der weiteren Untersuchungen seien noch kurz folgende erwähnt: Rote Blätter von *Rheum australe* enthielten ein Anthocyanmono- bzw. rhamnosehaltiges Diglukosid und daneben, wie rein grüne Blätter desselben Individuums, die entsprechende Flavonolstufe in großer Menge. In diesem Falle sprach nichts für das Vorhandensein einer amyalkoholunlöslichen Diglukosidverbindung. Ebenso verhielten sich die roten und grünen Herbstblätter von *Lamium purpureum*.

Eine weitere Gruppe von Pflanzen mit anthocyanbildenden Blättern bietet der Untersuchung, nach der hier angewandten Methode, Schwierigkeiten auf Grund ihres Gehaltes an rotbildenden Gerbstoffen, worüber später noch näheres auszuführen sein wird.

## 5. Anthocyanbildung und Assimilationstätigkeit.

### a) Vorbemerkung.

Die im vorigen Abschnitt beschriebenen Befunde zeigen, daß in Blättern, die zur Anthocyanbildung befähigt sind, jederzeit Oxydationsstufen der Anthocyane angetroffen werden, die ihrer Glukosidstufe nach mit dem Anthocyanin der betreffenden Blätter übereinstimmen. Es ist also wohl anzunehmen, daß das Anthocyan in solchen Organen nicht erst zur Zeit der Blattrötung aus einzelnen Bausteinen synthetisiert wird, sondern seinen Ursprung einer einfachen Hydrierung eines schon vorhandenen Flavonolglukosides oder in anderen Fällen vielleicht einer etwas stärker oxydierten Ausgangssubstanz verdankt. Unter diesem Gesichtspunkt soll nun hier der Chemismus der Anthocyanbildung einer allgemeineren Betrachtung unterzogen werden.

Bekanntlich wird eine Reihe von Faktoren physikalischer und chemischer Art für die Anthocyanbildung in vegetativen Organen verantwortlich gemacht. Soweit Faktoren stofflicher Art in Betracht kommen, läßt sich eine Gliederung in zwei Gruppen vornehmen, insofern, als bei dem einen Teil dieser Faktoren an eine direkte Beteiligung bei der Anthocyansynthese als Bausteine gedacht werden kann, während die Wirkung des anderen Teils sicherlich nur auf indirektem Wege zu er-

klären ist. Zur ersten Gruppe gehören einige Zuckerarten, das Phloroglucin und das Phloridzin, die nach Overton<sup>1</sup> und Czartkowski<sup>2</sup> eine vitale Rötung von Blättern hervorrufen können; zur zweiten unter allen Umständen nur indirekt wirkenden Gruppe sind die Alkohole und anderen Narkotika (Overton<sup>1</sup>) zu rechnen; außerdem gehört hierher die Anthocyanbildung auf Grund mangelhafter Mineralsalznahrung, wie N- und P-Entzug (Czartkowski, Suzuki<sup>3</sup>, Overton<sup>4</sup>), ferner die bis jetzt noch nicht bekannte Tatsache, daß CO<sub>2</sub>-Entzug bei gleichzeitiger Belichtung Anthocyanbildung zur Folge hat. Auf diesen letzten Punkt wird weiter unten näher eingegangen werden.

Im folgenden soll nun gezeigt werden, daß auch die Überschwemmung der Blätter mit Zucker nur indirekt bei der dabei vor sich gehenden Anthocyanbildung beteiligt ist und ebenso die Wirkung des Phloroglucins usw. wohl nur mittelbarer Art ist.

#### b) Die Beziehung zwischen Anthocyanbildung und künstlicher Zuckerzufuhr.

Ein günstiges Objekt für solche Versuche stellt das Laubblatt von *Lilium candidum* dar, das schon Overton untersucht hat; in eigenen Versuchen trat wenige Tage nach Einstellen der Blätter in eine Lösung von z. B. 2% Glukose bei hinreichender Belichtung eine starke Anthocyanbildung im Mesophyll auf, während im Dunkeln die Rötung nur gering oder gar nicht vorhanden war.

Zunächst wurde nun die Glukosidstufe des gebildeten Anthocyanins festgestellt und geprüft, ob in frischen, nicht mit Zucker vorbehandelten Blättern, eine entsprechende flavonolische Glukosidstufe vorhanden war. Es ergab sich, daß in diesem Fall zwei Anthocyanine verschiedenen Glukosidcharakters vorhanden waren: eine geringe Menge Anthocyanmonoglukosid. bzw.

<sup>1</sup>) Overton. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1899. **33**, 171.

<sup>2</sup>) Czartkowski. *Ber. d. d. bot. Ges.* 1914. **32**, 407.

<sup>3</sup>) Suzuki. *Bull. agric. Tokyo.* 1906—1908. **7**, 29. (Ref. *Justs bot. Jahresber.* 1907. **35**, 1, S. 905.)

<sup>4</sup>) Overton. *l. c.* S. 179.

rhamnosehaltiges Diglukosid und als Hauptbestandteil ein rhamnosefreies Diglukosid. Die drei ersten amyalkoholischen Ausschüttelungen aus dem sauren, tiefroten Blätterextrakt waren nämlich leicht rot gefärbt und ließen sich beim Waschen mit 10proz. Schwefelsäure nur teilweise von dem Farbstoff befreien; die weiteren Ausschüttelungen waren dagegen farblos, während die wäßrige Schicht noch tiefrot war. Die Untersuchung der ersten drei amyalkoholischen Auszüge ergab das Vorhandensein einer geringen Menge Flavonolmonoglukosids, bzw. rhamnosehaltigen Diglukosids, einer großen Menge zuckerfreien Flavonols und das Fehlen einer Anthocyanidinpseudobase: Bei der Hydrierung in der Kälte trat eine geringe Vertiefung des blaßroten Farbtons auf, auch in verdünnter amyalkoholischer Lösung, während nach folgendem Erhitzen über HCl die Lösungen tiefrot wurden; der Farbstoff verhielt sich gegen Na-Azetat usw. wie ein Anthocyanidin. Erhitzen ohne vorherige Hydrierung hatte keine Vertiefung der blaßroten Färbung zur Folge.

Die Untersuchung frischer grüner Blätter ergab, soweit die amyalkohollöslichen Flavonole in Betracht kommen, dasselbe Resultat. Außerdem konnte ein rhamnosefreies Flavonoldiglukosid in großer Menge nachgewiesen werden: nachdem die wäßrige Schicht mittels fünfmaliger Amyalkoholextraktion von den oben genannten Substanzen vollständig befreit war, färbte sie sich beim Erhitzen mit stärkerer Schwefelsäure in 5 Minuten intensiv gelb und gab den Farbstoff quantitativ an Amyalkohol ab; diese amyalkoholische Lösung ließ sich mit Zn + Mg und Salzsäure zu einer farblosen oder schwach rot gefärbten Lösung hydrieren, die beim Erhitzen mit Salzsäure nach der Filtration tiefrot wurde und beim Auswaschen der Säure mit Na-Azetat violettrote Färbung annahm.

Diese Resultate wurden während des ganzen Jahres, auch bei den während des Winters vorhandenen grundständigen Blättern erhalten. Auch die Mengenverhältnisse wiesen keine Schwankungen auf, soweit es mit dem Auge beurteilt werden konnte.

Es ergibt sich also auch in diesem Falle, daß zur Anthocyanbildung jederzeit die entsprechende flavonolische Glukosidstufe zur Verfügung steht.



Auf Grund dieser Befunde wurde nun versucht, der Beziehung näher zu kommen, die zwischen Zuckerdarreichung und Anthocyanbildung bei den Liliumlaubblättern besteht. Aus dem Gesagten ergibt sich schon, daß es nicht nötig ist, den aufgenommenen Zucker direkt als Baustein bei einer Anthocyan-synthese zu betrachten; jedoch wäre es denkbar, daß aus dem überschüssigen Zucker Flavonole gebildet werden, die, sobald ein gewisser Flavonolgehalt in den Zellen überschritten wird, mit Hilfe des Lichtes zu Anthocyan hydriert werden. Auch diese Möglichkeit ist auf Grund folgender Versuche zu ver-neinen:

Eine größere Zahl frischer Blätter wurde in 4 Serien auf- geteilt: zwei davon wurden in 2proz. Glukoselösung teils be- lichtet, teils verdunkelt gehalten, die beiden anderen Serien wurden in Wasser gestellt und ebenfalls teils belichtet, teils verdunkelt. Nach 2 Tagen, als sich in den belichteten Zucker- blättern ein leichter Anflug von Rötung zeigte, wurde die erste Untersuchung vorgenommen, nach 4 Tagen, als die belichteten Zuckerblätter stark rot gefärbt waren, die zweite. Die Blätter im Wasser und die verdunkelten Zuckerblätter waren auch nach 4 Tagen frei von Anthocyan. Sämtliche Versuche wurden unter quantitativ gleichen Verhältnissen ausgeführt: je 10 g Blätter (Frischgewicht) wurden in 25 ccm 10proz. Schwefelsäure zerrieben und das Filtrat fünfmal mit je 6 ccm Amylalkohol ausgeschüttelt; die weitere Untersuchung ging in der schon beschriebenen Weise vor sich. Das Resultat sämtlicher Untersuchungen war, daß der Gehalt an den ver- schiedenen Flavonolen, kolorimetrisch bestimmt an den roten Hydrierungsprodukten, in allen vier Serien derselbe war und übereinstimmte mit dem Gehalt frisch von der Pflanze entnommener Kontrollblätter. Eine Lücke blieb insofern, als der Gehalt an rhamnosefreiem Flavonoldiglukosid bei der zweiten Untersuchung in den roten Zuckerblättern nicht ermittelt werden konnte, da ja dieses die- selben Löslichkeitsverhältnisse besitzt, wie das inzwischen reichlich gebildete Anthocyanin und von ihm überdeckt wurde. Es ist natürlich theoretisch möglich, die nach der Säurehydrolyse der wäßrigen Schicht gewonnene Amylalkohollösung zu hydrieren

und die nach Erhitzen auftretende Vertiefung des roten Farbtons kolorimetrisch zu bestimmen. Jedoch ist diese Methode nicht brauchbar, da beim Hydrieren ein Teil des aus dem genuinen Anthocyanin abgespaltenen Anthocyanidins in die farblose Leukobase übergehen kann.

Eine Veränderung des Flavonolgehaltes konnte dann beobachtet werden, wenn die Blätter bis zur Vergilbung den obigen Versuchsbedingungen unterworfen wurden. In diesem Fall, der im Dunkeln früher als im Hellen einsetzte, ist eine deutliche Anreicherung, besonders an amyalkoholunlöslichem Flavonol-diglukosid, zu konstatieren, die aber ebenfalls von der Zuckerdarreichung unabhängig war. Es scheint also, daß beim Absterben irgendwelche, die Flavonolbildung begünstigende Umsetzungen stattfinden.

Aus diesen Befunden ist also der Schluß zu ziehen, daß der von außen gebotene Zucker nicht als Baustein bei einer Anthocyan- bzw. Flavonolsynthese gedient hat, sondern daß der Einfluß des Zuckerüberschusses ebenso indirekter Art sein muß, wie es bei den meisten anderen Anthocyanbildung begünstigenden Faktoren von vornherein anzunehmen ist; d. h., daß er die Hydrierung der schon vorhandenen Flavonole zu Anthocyanen begünstigt.

Dadurch vereinfacht sich natürlich die Betrachtung der die Anthocyanbildung befördernden Faktoren und es kann die S. 26f. vorgenommene Gruppierung der stofflichen Faktoren, wenn zunächst vom Phlorogluzin und Phloridzin abgesehen wird, annulliert werden. Daß die direkte Wirkung auch der beiden letztgenannten Stoffe sehr zweifelhaft ist, soll späterhin erörtert werden.

#### c) Die Abhängigkeit der Anthocyanbildung von der Assimilationsleistung.

Es erhebt sich damit die Frage, ob es möglich ist, die sämtlichen Faktoren, die eine Anthocyanbildung in vegetativen Organen begünstigen, unter einem einzigen Gesichtspunkt zu betrachten, um damit eine Klärung des Anthocyanstoffwechsels anzubahnen.

Diese Möglichkeit sieht der Verf., wie eingangs schon erwähnt, ganz allgemein in der Beziehung gegeben, die zwischen Anthocyanbildung und  $\text{CO}_2$ -Assimilation hergestellt werden kann. Aus dem vorhergehenden ergibt sich, daß es sich hierbei nicht um eine indirekte, etwa durch die Assimilation geschaffene Zuckeranreicherung handeln soll, eine Beziehung, wie sie von Overton bei der Beförderung der Anthocyanbildung durch Narkotika angenommen wird, sondern daß der Chemismus der Assimilation in Betracht gezogen werden soll.

Zunächst ist hier auf die außerordentliche, noch längst nicht genügend durchforschte Verbreitung der Flavonole im Pflanzenreich hinzuweisen. Im besonderen scheint jedes Anthocyanvorkommen in vegetativen Organen von einer flavonolischen Oxydationsstufe begleitet oder vorbereitet zu sein. In den mehr als hundert vom Verf. untersuchten vegetativen Organen, die anthocyanhaltig sind oder die Fähigkeit der Anthocyanbildung besitzen, wurden nie die Flavonole vermißt; und daß Flavonole auch in der Pflanze selbst, wie in vitro zu Anthocyanen hydriert werden können, hat der Verf. (a. a. O.) teils an der lebenden Pflanze (*Polygonum compactum*), teils an Autolysaten (*Paeonia*) gezeigt. Aus diesem letzten Grunde sieht der Verf. in der derzeitigen Unkenntnis von der konstitutionellen Übereinstimmung zwischen Anthocyan und Flavonol eines und desselben Organes kein Hindernis für die Voraussetzung, daß diese beiden Stoffe, soweit sie in der Glukosidstufe gemäß den beschriebenen Ergebnissen übereinstimmen, ineinander übergehen, zumal eine solche Konstitutionsübereinstimmung wenigstens in einem Fall, in den Blüten von *Viola tricolor*, durch Everest (vgl. S. 5) sehr wahrscheinlich gemacht wurde.

Es soll nun geprüft werden, wie sich diese Betrachtungsweise aus den an Pflanzen gemachten Beobachtungen rechtfertigen läßt, wobei die Lokalisation des Anthocyans zunächst außer Betracht bleiben soll.

Sehr viele Blätter führen während ihrer Entfaltung im Frühjahr Anthocyan, das im Laufe der Entwicklung mehr oder weniger rasch verschwindet. Wenn auch schon den jungen Blättern im allgemeinen eine Assimilationsleistung zugesprochen



werden muß und nach Willstätter<sup>1</sup> die Assimilation solcher Blätter, bezogen auf den Chlorophyllgehalt, größer ist als späterhin, bleibt sie doch in der Regel auf Grund des relativ zum gleichen Frischgewicht geringeren Chlorophyllgehaltes hinter der Leistung der voll entwickelten Blätter zurück. Jugendrote Blätter scheint Willstätter nicht untersucht zu haben; eine Untersuchung solcher Blätter dürfte wohl noch größere Verschiedenheit in der Assimilationsleistung gegenüber den älteren entröteten ergeben. Hierfür sprechen mikroskopische Untersuchungen, die der Verf. an zahlreichen Blättern angestellt hat und die ergaben, daß in roten Mesophyllzellen die Chloroplasten oft deutlich schwächer entwickelt und weniger zahlreich sind als in anthocyanfreien desselben Blattes. Es kommen sogar Fälle vor, in denen zunächst überhaupt kein Chlorophyll ausgebildet wird, eine Assimilation also unmöglich ist; Löwschin<sup>2</sup> bemerkt in seinen Chondriosomenstudien an jungen Rosenlaubblättern: »Nachdem die Bildung der Anthocyan enthaltenden Vakuolen beendet ist, beobachtet man in den betreffenden Zellen wachsende und grün werdende Chloroplasten.«

Noch viel ausgeprägter tritt diese zeitliche Trennung der Anthocyanbildung von der Chloroplastenentwicklung bei zahlreichen Pflanzen der Tropen auf. Bekanntlich entwickeln sich die Triebe vieler tropischer Bäume sehr rasch, wobei häufig noch zu einer Zeit, in der die definitive Blattgröße fast erreicht ist, die Chloroplasten nur in geringem Maß oder gar nicht ausgebildet sind; und gerade diese Blätter zeigen oft eine sehr ausgesprochene, späterhin verschwindende Rotfärbung des Mesophylls, wie sie in den Gewächshäusern Europas z. B. bei *Cinnamomum* beobachtet werden kann. Über die Verbreitung dieser Erscheinung finden sich allenthalben Angaben. So berichtet Johow<sup>3</sup> von den kleinen Antillen: »Wie mit einem Schlag erscheint die Landschaft in rötlichem Colorit, welches durch die Farbe der jungen Triebe der Bäume hervorgerufen wird«; beschattete Teile fand Johow nur blaßrot oder

<sup>1</sup>) Willstätter u. Stoll, Unters. über d. Assimilation der Kohlensäure. Berlin. 1918. S. 86.

<sup>2</sup>) Löwschin. Ber. d. d. bot. Ges. 1914. 32, 386.

<sup>3</sup>) Johow. Jahrb. f. wiss. Bot. 1884. 15, 281.

grünlich. Stahl<sup>1</sup> bemerkt, daß die jugendroten Pflanzenteile ihre höchste Ausbildung in den feuchtwarmen Strichen der Tropenländer erfahren und daß die Rotfärbung der jungen Teile besonders intensiv hervortritt, solange der Chlorophyllapparat noch mangelhaft ausgebildet ist. Anders als Johow betont er weiterhin, daß diese Färbung weder an hohe Temperatur, noch an intensive Beleuchtung geknüpft sein kann, da er sowohl in Java wie in Mexiko viele der schönsten Färbungen im dichten Waldesschatten fand und daß die Lichtschirmtheorie, die dem Anthocyan eine den Chloroplasten vor Bestrahlung schützende Funktion zuschreibt, schon deswegen nicht anwendbar ist, weil der Chlorophyllapparat noch nicht ausgebildet ist. Ähnliche Mitteilungen macht Weevers<sup>2</sup>, der sich über die Funktion des Anthocyans in diesen Fällen kein Bild machen kann.

Eine künstliche Trennung der Anthocyanbildung von der Chloroplastenentwicklung läßt sich sehr leicht bei Polygonaceen erreichen. Dunkel aufgezogene Keimlinge von *Fagopyrum esculentum* werden nach Batalin<sup>3</sup> nach 10stündiger Belichtung rot und schon 4stündige Belichtung genügt, um auch bei Wiederverdunklung Anthocyanbildung hervorzurufen. Der Verf. kultivierte die Wurzelstöcke von *Polygonum sachalinense* 8 Wochen im Dunkeln und setzte hierauf die kräftig entwickelten gelblichen Sprosse dem Tageslicht aus: nach 2 Tagen waren die Sprosse durch und durch intensiv gerötet.

Aus alledem geht hervor, daß die Anthocyanbildung junger vegetativer Teile um so reichlicher ist, je später die Chloroplasten ausgebildet werden und ihre größte Stärke bei denjenigen Tropenpflanzen erreicht, deren Chloroplastenausbildung sich in merkwürdiger Weise verspätet. Und gerade bei einer solchen Pflanze, bei *Cinnamomum*, konnte der Verf. einen sehr hohen Flavonolgehalt nachweisen, sowohl in roten Blättern, als auch in solchen jugendlichen Blättern desselben Individuums, die bei derselben Belichtung aus nicht ersichtlichem Grunde fast rein weiß waren.

<sup>1</sup>) Stahl. Ann. jard. bot. Buitenzorg. 1896. 13, 186.

<sup>2</sup>) Weewers. Ebenda. 1910. 3. Suppl. 1. Teil. S. 31.

<sup>3</sup>) Batalin. Acti Horti Petropolitani. 1879. 6. (Ref. Justs bot. Jahresber. 1883. 7, 1.)

Wenn also die Rotfärbung jugendlicher Blätter betrachtet werden kann als das Resultat einer Flavonolhydrierung, die durch mangelhafte Assimilationsleistung bedingt ist, so liegt es nahe, für die herbstliche Rötung die analoge Erscheinung, die Sistierung der Assimilation verantwortlich zu machen derart, daß damit eine Begünstigung der Flavonolhydrierung, bzw. eine Stabilisierung der Anthocyanstufe verbunden ist.

Die mikroskopische Untersuchung herbstlich geröteter Laubblätter ergab häufig, daß von zwei benachbarten Palisadenzellen, von denen nur die eine Anthocyan enthielt, die rot gefärbte Zelle nur noch Reste von Chloroplasten aufwies, während die anthocyanfreie, noch normal aussehende, Chloroplasten besaß. Sehr deutlich kam dies auch bei Autolyseversuchen mit Ribesblättern zum Ausdruck: wurden Reibgemische grüner und roter Blätter Ende August zwei Tage mit Thymolzusatz unter Sauerstoffabschluß gehalten, so entfärbte sich das rote Reibgemisch infolge Isomerisierung des Anthocyanins zur Pseudobase, wobei die Blattreste rein weiß wurden, während das grüne Reibgemisch seine ursprüngliche Farbe beibehalten hatte. Wenn andererseits des öfteren auch in roten Mesophyllzellen noch anscheinend intakte Chloroplasten angetroffen wurden, spricht dies noch nicht gegen die hier vorgetragene Auffassung, da ja Assimilationssistierung, besonders wenn es sich zunächst nur um teilweise Assimilationshemmung handelt, nicht eine sofortige Chloroplastendegeneration nach sich zu ziehen braucht.

Als Folge der Assimilationssistierung ist auch wohl das Auftreten einer leichten Rotfärbung in Vallisneriablättlern zu deuten, da auch hier die Rötung mit einer Chloroplastendegeneration verbunden zu sein pflegt.

An die Fälle von herbstlicher Rötung ist das Auftreten von Anthocyan in winterharten Blättern anzugliedern: Von bekannten Beispielen sei Mahonia und Hedera erwähnt, deren Mesophyllzellen die Fähigkeit der Anthocyanbildung besitzen. Die Rotfärbung bei Hedera hat Tobler<sup>1</sup> näher beschrieben; er findet, daß die roten Efeuarten, die alle der Form *Hedera helix* L. typica angehören, im Sommer ihr Anthocyan oft fast ganz, mehr an hellen, warmen, als an dunklen, kalten

<sup>1</sup>) Tobler. Festschr. math. nat. Ges. Münster zur Nat.forsch. Vers. 1912.



Standorten verlieren und daß an sonnenarmem Standort schon im September eine erhöhte Anthocyanbildung einsetzt, die ihr Maximum im Dezember und Januar erreicht. Auf Grund des S. 22 mitgeteilten Flavonolgehaltes der Hederablätter läßt sich auch diese Art der Anthocyanbildung als ein durch Assimilationshemmung bedingter Hydrierungsprozeß an dem vorhandenen Flavonol auffassen.

Es ist nun die experimentell erzielbare Anthocyanbildung einer Betrachtung zu unterziehen<sup>1</sup>. Suzuki<sup>2</sup> fand Anthocyanbildung in Hordeumkulturen bei P-Mangel; ebenso fand Czartkowski<sup>3</sup> Anthocyanbildung bei Tradescantia, wenn Zweige in N-freier Nährlösung kultiviert wurden; bemerkenswert ist hierbei, daß die Rötung nur in den sich neu entwickelnden Blättern auftrat. Der Verf. machte ähnliche Versuche mit Zea Mays und konnte in Sandkulturen, die mit destilliertem Wasser begossen wurden, eine intensive Rötung der Blätter erzielen, die in Kontrollversuchen mit Knopscher Nährlösung nur in geringem Maß oder gar nicht auftrat. Bei den Versuchen Czartkowskis vermißt schon Czapek<sup>4</sup> in einem Referat Untersuchung der Chloroplasten, da Algen bei N-Mangel ihr Chlorophyll verlieren. Es besteht tatsächlich keine Schwierigkeit, den Einfluß eines N- oder P-Entzuges auf die Anthocyanbildung als die Folge einer dadurch bedingten mangelhaften Chloroplastenausbildung zu betrachten und damit diese Faktoren dem hier maßgebenden Gesichtspunkt unterzuordnen; diese Möglichkeit war für Küster<sup>5</sup> noch nicht gegeben, der die Einreihung der Befunde Suzukis und Czartkowskis in einen größeren Zusammenhang als einen noch fraglichen Punkt hinstellt.

Eine weitere stoffliche Beeinflussung der Anthocyanbildung ist ebenfalls von Czartkowski<sup>6</sup> nachgewiesen, der beim Einstellen von Tradescantiazweigen in 0,05proz. Phloroglucinlösung Rötung der Blätter erzielte. In Anbetracht der Tatsache, daß

<sup>1</sup>) Overton. Jahrb. f. wiss. Bot. 1899. 33, 171.

<sup>2</sup>) Suzuki. Zit. S. 27.

<sup>3</sup>) Czartkowski. Zit. S. 27.

<sup>4</sup>) Czapek. Zeitschr. f. Bot. 1915. 7, 124.

<sup>5</sup>) Küster. Patholog. Pflanzenanatomie. 1916. 2. Aufl. S. 370. Anmerkung.

sämtliche von Willstätter untersuchten Anthocyane einen Phloroglucinrest enthalten, ist der Gedanke einer Anthocyan-synthese in diesem Fall bestechend. Jedoch erscheint es dem Verf. wahrscheinlicher, daß auch hier eine indirekte Begünstigung der Anthocyanbildung durch Chloroplastenschädigung vorliegt, da die dargebotene Phloroglucinmenge sehr gering war und Czartkowski Rötung der Tradescantiablätter auch mit Phloridzin erzielt hat, d. h. einer Substanz, die wohl Phlorogluzin enthält, jedoch in Esterbindung mit einer Säure (p-Oxyhydratropasäure) und in Glukosidbindung mit Dextrose.

Der Verf. untersuchte das Verhalten von Liliumlaubblättern beim Einstellen in eine 0,05proz. Phlorogluzinlösung. Auch hier ließ sich im Licht in 3—4 Tagen tatsächlich eine Rötung erzielen; jedoch ging interessanterweise der Anthocyanbildung ein Absterben der Blattspitzen voraus. Hieraus läßt sich ohne weiteres eine gewisse Giftigkeit des Phlorogluzins ersehen, die sich natürlich auch in einer Alteration des empfindlichen Assimilationsapparates äußern wird.

Die wichtigsten Versuche über experimentelle Beeinflussung der Anthocyanbildung stammen von Overton (a. a. O.); in den verschiedensten Pflanzen konnte er, wie schon erwähnt, teils bei Kultivierung, teils bei Einstellen abgeschnittener Blätter in 0,5 bis 5proz. Lösungen von Dextrose, Lävulose, Invertzucker, Rohrzucker Rötung der Blätter erzielen. Dasselbe gelang ihm bei Lilium Martagon durch Einstellen der Blätter in narkotisch wirkende Lösungen, z. B. in 8 Vol. % Äthylalkohol, ferner in Methylalkohol, Äther, Azeton u. a. Auch diese Erscheinungen lassen sich ohne weiteres als die Folge einer Assimilationshemmung betrachten. Was die Rötung durch Zuckerzufuhr betrifft, so ist durch Saposchnikoff<sup>1</sup>, Ewart<sup>2</sup> u. a. festgestellt, daß eine Anhäufung der Assimilationsprodukte Sistierung der Assimilation zur Folge hat; andererseits ist die starke Beeinflußbarkeit der Assimilation durch Narkotika hinlänglich bekannt.

Overton hat natürlich ebenfalls das Bestreben, die Wirkung der Zuckerarten und der Narkotika unter einen Gesichtspunkt

<sup>1</sup>) Saposchnikoff. Ber. d. d. bot. Ges. 1891. 9, 293. Ebenda. 1893. 11, 391.

<sup>2</sup>) Ewart. Journ. of the Linnean Soc. 1895. 31, 429.

zu bringen. In dem durch Zufuhr von außen in der Zelle erzeugten Zuckerüberschuß sieht er ein Material für die Anthocyan synthese gegeben und nimmt an, daß durch die Narkotika indirekt ein solcher Überschuß erzielt wird, indem diese die Zuckerableitung aus dem Blatt hemmen. Hingegen läßt sich einwenden, daß nach den Untersuchungen Warburgs<sup>1</sup> die Assimilation der gegen Narkotika empfindlichste Lebensvorgang ist und völlig durch Dosen gehemmt wird, die ungefähr den zwanzigsten Teil der für eine Verlangsamung der Atmung um die Hälfte nötigen Konzentration ausmachen. Eine Zuckeranreicherung in narkotisierten Blättern ist also nicht wohl denkbar, einmal wegen der Hemmung der Assimilation, zum zweiten wegen der Fortdauer des Zuckerverbrauches im nicht oder weit schwächer gehemmten Betriebsstoffwechsel.

Hier ist noch eine Untersuchung von Combes<sup>2</sup> zu erwähnen, der bei einer Reihe von Pflanzen in roten Blättern einen höheren Zuckergehalt fand als in gleich alten, grünen Blättern und daraus den Schluß zog, daß zur Zeit der Rötung eine Anthocyan synthese aus Zucker vor sich geht. Auch dieser Befund ist nicht beweisend, da mit gleichem oder vielleicht größerem Recht bei dieser Synthese eine Abnahme des Ausgangsmaterials gefordert werden kann. Wenn Combes andererseits eine Vermehrung auch des Glukosidzuckers in roten Blättern feststellte, so braucht diese in Anbetracht des Vorkommens anderer, nicht flavonolischer Glukoside in der Pflanze nicht auf eine Anthocyan synthese bezogen zu werden: immerhin wäre es natürlich denkbar und die hier vorgetragenen Anschauungen nicht widerlegend, wenn etwa ein Bruchteil der vorhandenen zuckerfreien Flavonole oder Anthocyanidine in Glukoside umgewandelt würde; außerdem sind die Differenzen im Glukosidgehalt grüner und roter Blätter nach den Angaben von Combes so gering, z. B. 2,20:2,52, daß in erster Linie an die schon vorhandenen Flavonolglukoside bei der Anthocyaninentstehung gedacht werden muß.

Die indirekte Wirkung des Zuckers im Experiment läßt sich natürlich auf diejenigen in der Natur vor sich gehenden

<sup>1</sup>) Warburg, O. *Biochem. Zeitschr.* 1919. 100, 265.

<sup>2</sup>) Combes. *Ann. scienc. nat. Bot.* 9. sér. 1909. 9, 275.



Rötungsprozesse übertragen, bei denen bis jetzt von Overton u. a. im Zuckerüberschuß ein Material für die Anthocyansynthese gesucht wird. Hierher gehört z. B. der Eintritt der Rötung nach Ringelung, Verwundung durch Insektenstiche usw., Eingriffe, die eine Stauung der abzuleitenden Kohlehydrate bedingen. Ferner ist, wie schon erwähnt, die Rötung winterharter Blätter vermutlich verursacht durch Assimilationshemmung, die ihrerseits nicht nur eine direkte Folge der Temperaturerniedrigung zu sein braucht, sondern gleichzeitig durch die von Lidforss<sup>1</sup> u. a. nachgewiesene Umwandlung von Stärke in Zucker bei Abkühlung bedingt sein kann. In ähnlicher Weise könnten auch bei der herbstlichen Rotfärbung mehrere Faktoren ineinandergreifen, derart, daß die Assimilation nicht nur durch Altern der Chloroplasten, sondern gleichzeitig durch eine Anreicherung an löslichen Kohlehydraten (vgl. Combes) zum Stillstand kommt.

Wenn die hier vorgetragene Ansicht über die Verwendung der Flavonole und Anthocyane bei der Assimilation zu Recht besteht, müßte es möglich sein, durch alle Mittel, die auf die Assimilation spezifisch, und zwar im Sinn einer Hemmung, einwirken, eine Rötung zu erzielen. Das einfachste derartige Mittel ist in einem möglichst vollständigen CO<sub>2</sub>-Entzug gegeben, der natürlich infolge Vorhandenseins der Atmungskohlensäure nicht quantitativ durchgeführt werden kann, jedoch auch ohne dies in Anbetracht der gegenüber der Atmungstätigkeit zirka 20fachen Leistung des Assimilationsapparates zur Wirkung kommen muß.

Mittels CO<sub>2</sub>-Entzuges ließ sich nun tatsächlich eine Rötung grüner Liliumlaubblätter auf folgende Weise erzielen: Eine Serie von Blättern wurde in Wasser gestellt und unter eine auf einer Glasplatte gasdicht aufsitzende Glasglocke gebracht, in der sich größere Mengen einer KOH-Lösung befanden und die mit der Außenluft durch eine Natronkalkröhre kommunizierte. Eine Kontrollserie wurde ohne CO<sub>2</sub>-Absorbens unter eine genau gleiche Glasglocke gebracht, die oben mit Watte verschlossen war; durch beide Glocken wurde täglich CO<sub>2</sub>-freie, bzw. gewöhnliche Luft 30 Minuten lang durchgeleitet.

<sup>1</sup>) Lidforss. Bot. Centralbl. 1896. 68, 33.

Nach fünftägigem Aufenthalt in diffusem Licht begannen die Blätter im  $\text{CO}_2$ -freien Raum sich zu röten und waren nach zwei weiteren Tagen stark rot gefärbt, während die Kontrollblätter in dieser Zeit und darüber hinaus rein grün geblieben waren.

Wenn also S. 30 der Satz aufgestellt werden konnte, daß der Einfluß des Zuckers auf die Anthocyanbildung nur mittelbarer Art ist, so kann jetzt weiter gefolgert werden, daß in roten Frühjahrsblättern usw. die Rötung eine Folge der noch geringen Assimilationsleistung ist, während in Herbst- und Winterblättern die Hemmung der Assimilation hierfür verantwortlich gemacht werden kann. Der unter Umständen vorhandene Zuckerüberschuß der Blätter spielt dabei insofern eine Rolle, als er eines der Mittel zur Assimulationshemmung darstellt; außerdem ist der Zustand der Chloroplasten von Bedeutung, wie er im Experiment z. B. durch mangelhafte Ernährung ( $\text{CO}_2$ -N-P-Entzug) oder durch Nar-kose beeinflusst werden kann.

#### d) Die Beteiligung der Flavonole und Anthocyane an der $\text{CO}_2$ -Assimilation.

Da in den vorigen Abschnitten gezeigt wurde, daß der Chemismus der Anthocyanbildung in den besprochenen Fällen offenbar in nichts anderem als in der Hydrierung der jederzeit vorhandenen Flavonole besteht, so ist die Frage zu erörtern, welches Bild sich aus allen den eben mitgeteilten Befunden von der Funktion der Anthocyane entwerfen läßt. Es erscheint dem Verf. am einfachsten, in dem Chemismus der Anthocyanentstehung, d. h. in der Genese selbst, den primären Zweck der Anthocyane und damit auch den der Flavonole zu suchen.

Schon in der Einleitung wurde darauf hingewiesen, daß zwischen den Systemen Atmungschromogen und -pigment, Flavonol-Anthocyan eine Analogie in der Wandelbarkeit der Oxydationsstufe besteht. Diese Übereinstimmung legt es nahe, den Flavonolen und Anthocyanen im Assimilationsprozeß, von dem sie in augenfälliger Weise abhängen, die Rolle zuzuschreiben, die den Atmungschromogenen und -pigmenten bei

der Atmung zukommt, d. h. sie als vermittelnde Zwischenglieder im  $\text{CO}_2$ -Hydrierungsprozeß aufzufassen. Hierbei ist also während der Assimilation eine ständige gegenseitige Umwandlung von Flavonol und Anthocyan anzunehmen, derart, daß in Anbetracht des Fehlens einer Rötung im normal arbeitenden Blatt das Gleichgewicht fast vollständig nach der Seite des Flavonols gerückt ist, so wie bei der Atmung das Gleichgewicht zugunsten des Atmungspigments verschoben ist. Wenn dagegen die Assimilation aus irgendeinem Grunde sistiert wird und das Blatt weiter belichtet ist, tritt eine Gleichgewichtsverschiebung nach der Anthocyanseite hin ein, sowie bei Atmungssistierung das Atmungspigment sich anhäuft. Da nun das Leben der Zelle nicht unmittelbar von der Assimilation abhängt, kann ein anthocyangerötetes Blatt an sich durchaus lebensfähig bleiben, während die Sistierung der Atmung den Tod der Zelle zur Folge hat und somit die Entstehung des Atmungspigments in sichtbaren Mengen im allgemeinen ein Zeichen des eingetretenen Todes darstellt. Eine bemerkenswerte Beziehung zwischen Atmungschromogenen und Flavonolen ist von diesem Standpunkt aus darin gegeben, daß die mit der Atmung, d. h. einem Oxydationsprozeß verkoppelten Stoffe, in ihrer hydrierten Stufe (Atmungschromogen) in der lebenden Zelle vorherrschen, während die mit der Assimilation, einem Reduktionsprozeß, hier zusammengebrachten Stoffe in ihrer dehydrierten Stufe (Flavonol) in der assimilationstüchtigen Zelle überwiegen.

Wie sich die hier angenommene Reaktionskoppelung des näheren verhalten könnte, ist zurzeit nicht zu sagen. Eine Möglichkeit ist jedoch zu erwägen, nämlich die, daß das Chlorophyll selbst hierbei, wenigstens bei der Dehydrierung des Anthocyans, beteiligt ist. Verf.<sup>1</sup> hat festgestellt, daß den fluoreszierenden Farbstoffen im Licht auf Grund einer Peroxydbildung eine starke Oxydationswirkung auch auf physiologisch wichtige Substanzen, die Atmungschromogene, zukommt, und hat auf Grund der tatsächlichen Fluoreszenz des Chlorophylls im lebenden Chloroplasten diesen Befund für eine Erklärung der Assimilation verwandt; es wäre nun denkbar, daß Prozesse, die mit der  $\text{CO}_2$ -Hydrierung verkoppelt sind, wie die hier angenommene

<sup>1</sup>) Noack, Kurt. Zeitschr. f. Bot. 1920. 12, 273.



Anthocyandehydrierung, auf der Wirkung des peroxydisch umgewandelten Chlorophylls beruht. Tatsache ist jedenfalls, daß sich chemisch reines Cyanin mittels Eosin im Licht oxydieren läßt, wie folgender Versuch zeigt: Eine wäßrige, 0,05proz. Cyaninlösung wurde unter Zusatz von Eosin im Verhältnis 1:2000 sechs Stunden lang dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt: eine ebensolche Lösung wurde während der Zeit im Dunkeln gehalten. Beide Lösungen nahmen allmählich rein eosinrote Färbung an, jedoch aus verschiedenen Gründen. Wurden sie nämlich nach sechs Stunden angesäuert, so trat in der verdunkelten Lösung sofort wieder die Cyaninfarbe auf, während dies bei der belichteten Lösung auch nach Erhitzen nicht der Fall war. In dem Kontrollversuch war also nur eine Isomerisierung des Cyanins zur farblosen Pseudobase eingetreten, während die belichtete Lösung stärker verändert worden war und zwar auf dem Weg der Oxydation; wurde nämlich die saure Lösung durch Ausschütteln mit Amylalkohol von dem Eosin befreit und erhitzt, so trat reiner gelber Farbstoff auf, der sich quantitativ in Amylalkohol überführen ließ. Kontrollen mit cyaninfreien Eosinlösungen ergaben, daß es sich hierbei nicht um Eosinreste handelt. Eine Rückhydrierung zu Anthocyan gelang auch hier so wenig wie bei dem durch  $H_2O_2$ -Einwirkung erhaltenen Produkt (vgl. S. 13).

Jedenfalls zeigt der Versuch, daß Anthocyan durch fluoreszierende Farbstoffe im Licht oxydiert werden kann und daher eine ähnliche, jedoch reversible Beeinflussung von seiten des lebenden Chloroplasten im Bereich der Möglichkeit liegt.

#### e) Einwände gegen die Theorie.

Es sollen nun die Einwände besprochen werden, die sich gegen die hier entwickelten Ansichten erheben lassen. Zunächst ist hier auf die schon eingangs besprochenen, mangelhaften chemischen Grundlagen hinzuweisen: immerhin glaubt der Verf. auf Grund der von ihm gezeigten Paarung von Flavonolen und Anthocyanen gleicher Glukosidstufe eine Unterlage für seine Ansichten zu besitzen. Bei der Weiterführung der Untersuchung wäre zunächst die vielleicht methodisch nicht unzugängliche

Frage zu klären, ob z. B. bei der durch Zuckerzufuhr erzielbaren Anthocyanbildung eine Abnahme des vorhandenen Flavonols gleicher Glukosidstufe stattfindet; Herbstblätter sind hierfür wohl weniger geeignet, da vielleicht im Herbst eine Anreicherung an Flavonolen stattfindet, ohne daß jedoch hierin die direkte Ursache der Anthocyanbildung gesehen zu werden braucht, wie S. 30 betont wurde.

Ferner ist zu fragen, warum nicht bei der täglich sich wiederholenden Assimilationssistierung während der Dunkelheit eine Rötung der Blätter auftritt; dies mag einmal darin begründet sein, daß die vitale Flavonolhydrierung ein photochemischer Prozeß ist (vgl. S. 3) oder wenigstens durch Belichtung stark begünstigt wird, zum anderen darin, daß die Tätigkeit der belichteten Chloroplasten beim Ausfall ihrer wichtigsten Funktion in andere Bahnen gelenkt wird, und dadurch direkt oder indirekt eine Flavonolhydrierung im Überschuß zustande kommt.

Ein weiterer Punkt betrifft die Lokalisation des Anthocyan in den Blättern. In dieser Hinsicht bestehen natürlich keine Schwierigkeiten bei denjenigen Blättern, deren Anthocyan in den chlorophyllhaltigen Zellen enthalten ist; hierher gehört nach eigener Untersuchung und nach Literaturangaben die überwiegende Zahl der herbstlich geröteten Blätter, die das Anthocyan entweder nur im Mesophyll oder gleichzeitig, wenn auch meist in geringerem Maß, in der Epidermis führen. Ferner betont Overton, daß eine künstliche Rötung durch Zuckerzufuhr nur in den Blättern gelingt, die das Anthocyan im Mesophyll führen; eine strenge Regel scheint das jedoch nicht zu sein, da der Verf. bei mehreren Polygonumarten eine Anthocyanbildung nach Zuckerzufuhr sowohl im Mesophyll, als auch in der Epidermis feststellen konnte. Ebenso führen die jungen geröteten Blätter der Tropenpflanzen das Anthocyan offenbar durchweg im Mesophyll, wenigstens konnte der Verf. an dem reichhaltigen Material des Freiburger botanischen Gartens keinen abweichenden Befund feststellen. Anders liegen dagegen die Verhältnisse bei den roten Frühjahrsblättern der Pflanzen außertropischer Gebiete; selbst dann, wenn sie bei einer herbstlichen Rötung das Anthocyan im Mesophyll führen, kann es vorkommen, daß der Anthocyangehalt im Frühjahr sich auf die

Epidermis beschränkt oder dort in überwiegendem Maß enthalten ist. In diesem Fall ist es natürlich nicht ohne weiteres möglich, die Anthocyanbildung als eine durch die geringe Assimilationsleistung bedingte Flavonolhydrierung anzusehen; immerhin wäre es denkbar, daß die jungen interzellularenarmen Blätter eine enge physiologische Einheit darstellen und die Wirkung der geringen Assimilation sich da äußert, wo die Belichtung eine Flavonolhydrierung am meisten begünstigt; eine Anthocyanwanderung erscheint dem Verf. weniger wahrscheinlich. Es muß jedoch betont werden, daß bei einer sehr beträchtlichen Zahl auch der einheimischen Pflanzen das Anthocyan frühjahrsroter Blätter im Mesophyll enthalten ist.

Im Anschluß hieran ist das Verhalten der roten Blattvarietäten zu besprechen. Bei diesen scheint, soweit die Blätter in Betracht kommen, eine Beschränkung des Anthocyans auf die Epidermis der häufigere Fall zu sein; die Konstanz des Anthocyans ließe sich also aus der räumlichen Trennung vom Assimilationsorgan erklären. An *Coleus Verschaffelti* stellte Pick<sup>1</sup> folgendes hier interessierende Verhalten fest: während die jüngsten Blätter im gesamten Gewebe Anthocyan führen, beschränkt sich der Farbstoff in den nächstälteren Blättern mehr auf die Epidermis, wobei die Chromatophoren allmählich zu ergrünen beginnen. Pick vermutet, daß die »Verdrängung« des Anthocyans aus dem Mesophyll bei den meisten rotblättrigen Varietäten stattfinden dürfte. Wenn andererseits des öfteren auch in ausgewachsenen Blättern roter Spielarten Anthocyan zum Teil im Mesophyll anzutreffen ist, so liegt hierin kein Hindernis für die hier vorgetragene Anschauung, da eine Verschiebung des Flavonol-Anthocyangleichgewichts aus irgendwelchen Gründen leicht denkbar ist und eine Analogie bei den Atmungspigmenten findet: Die Blütenblätter von *Vicia Faba* sind durch braunschwarze Flecken ausgezeichnet; der diese Färbung bedingende Stoff ist offenbar mit einem der Atmungspigmente identisch, die durch Einwirkung von  $H_2O_2$  in den Zellen dieser Pflanze vital erzeugt werden können und zum Teil dieselbe Färbung besitzen; es liegt also in diesen Blütenflecken eine stabilisierte Verschiebung

<sup>1</sup>) Pick. Bot. Centralbl. 1883. 16, 376.



des Gleichgewichts zwischen Atmungschromogen und Pigment nach der Seite des Pigments vor.

Andererseits konnte der Verf. bei mehreren weißgestreiften Blattvarietäten, die die Fähigkeit der Anthocyanbildung besitzen, z. B. bei einer Maisvarietät, feststellen, daß sich das Anthocyan vorzugsweise in den chlorophyllfreien Zonen des Blattes befindet, auch wenn es in der Epidermis lokalisiert ist.

Eine weitere Frage ist die, weshalb in zahlreichen Blättern trotz reichen Flavonolgehaltes keine Rötung im Herbst oder bei anderweitiger Assimilationssistierung zu erkennen ist; hierher gehört z. B. *Ruta graveolens*, bei der Verf. nur an wenigen Blättern im Frühjahr eine Anthocyanfärbung, und zwar in der Epidermis, feststellen konnte. Dies läßt sich wohl damit beantworten, daß bei solchen Blättern die Flavonole entweder überhaupt nicht an der Assimilation beteiligt sind, oder daß bei der Assimilationssistierung Prozesse ablaufen, die eine Flavonolhydrierung verhindern; wie mannigfaltig die beim Absterben der Blätter vor sich gehenden Stoffwechselprozesse sind, ergibt sich ja schon aus dem verschiedenen Verhalten des Chlorophylls beim Welken der einzelnen Pflanzen.

Eine wesentliche Bedeutung kommt in der Regel dem Licht bei der Anthocyanbildung zu, sei es durch direkte Beförderung der Flavonolhydrierung, sei es durch irgendwelche indirekte Einwirkung. Eine offene Frage ist die Anthocyanbildung in Organen, die dem Lichteinfluß entzogen sind (z. B. rote Rübe). Möglicherweise dienen in solchen Fällen nicht Flavonole als Ausgangsmaterial, sondern andere, noch nicht näher bekannte Stoffe; eine solche Art der Anthocyanbildung liegt, wie der Verf. früher nachgewiesen hat, bei den *Cobaea*-blüten und, wie im folgenden zu beschreiben sein wird, bei den Blüten von *Victoria regia* vor. Die vorliegende Betrachtungsweise kann also auf solche Fälle nur insofern ausgedehnt werden, als sie die Konstanz des einmal gebildeten Anthocyans in dem Fehlen des Assimilationsapparates für begründet erachtet.

#### f) Schlußbetrachtung.

Aus allen diesen Erscheinungen ergibt sich für die Anthocyanbildung in vegetativen Organen etwa folgende Formulierung:

In normal assimilierenden Zellen ist, abgesehen von wenigen Ausnahmefällen innerhalb der roten Blattvarietäten, keine Anthocyananreicherung durch Flavonolhydrierung möglich und zwar auf Grund der  $\text{CO}_2$ -Assimilation selbst: mit dieser scheint eine ständige Umwandlung im System Anthocyan-Flavonol verkoppelt zu sein, derart, daß das Gleichgewicht fast vollständig nach der Seite der dehydrierten Stufe, d. h. des Flavonols, verschoben ist. Eine Anreicherung an Anthocyan in vegetativen Organen ist dagegen möglich in normal grünen Zellen mit gehemmter Assimilation, in Zellen zur Zeit der Chloroplastenbildung oder -zerstörung, ferner in farblosen Zellen, die mit dem Assimilationsgewebe in lockerer oder gar keiner physiologischen Verbindung stehen: hierher gehören z. B. Epidermiszellen erwachsener Blätter, Gewebepartien über Leitbündeln und auch Wurzeln, die sich im Lichte röten.

Eine enge Beziehung zwischen Anthocyanbildung und Assimilation bei Wurzeln ist von Siebert<sup>1</sup> tatsächlich festgestellt, aber anders gedeutet worden. Bei Belichtung einer Reihe verschiedener Wurzeln fand er eine um so stärkere Rötung, je schwächer die Ergrünung war; bei *Salix*Wurzeln verschwand das Anthocyan beim Auftreten des Chlorophylls. Er nimmt an, daß die Anthocyanbildung auf die Chlorophyllbildung hemmend einwirkt, womit jedoch das Verschwinden des Anthocyans bei *Salix*Wurzeln nach erfolgtem Ergrünen nicht erklärt wird.

Die hier vorgetragene Auffassung schließt natürlich nicht aus, daß dem Anthocyan in vegetativen Organen noch andere nicht in seiner Genese selbst begründete Funktionen zukommen und zwar solche, die mit dem Farbstoffcharakter in Verbindung stehen: dasselbe gilt auch für die Flavonole. Die zahlreichen Theorien, die sich mit diesem Punkt befassen, können hier übergangen werden, da in vorliegender Untersuchung weder für noch gegen sie Beweismaterial gegeben ist. Zu erwähnen ist höchstens die Beziehung, die zwischen Winterhärte und Anthocyanbildung besteht: Tobler betont z. B. (a. a. O.).

<sup>1</sup>) Siebert. Beih. bot. Centralbl. 1920. 37, I, 208.

daß die rotblättrigen Formen am weitesten nach Norden vorgedrungen sind. In solchen Fällen wäre zu erwägen, ob nicht die Erhöhung der Kälteresistenz auf die Umwandlung von Stärke in Zucker zurückgeführt werden kann, der seinerseits die Anthocyanbildung auf Grund der dadurch bedingten Assimilationshemmung begünstigt, so daß also das Anthocyan nicht auf Grund seiner wärmeabsorbierenden Eigenschaft in Rechnung zu stellen wäre, und seine Bildung nur die mittelbare Folgeerscheinung einer anderen, die Kälteresistenz erhöhenden Reaktion darstellen würde. Bei allen Versuchen, dem Anthocyan eine Schutzfunktion bei niederen Temperaturen zuzusprechen, ist doch immer überlegen, daß eine derartige Rolle diesem Farbstoff nur bei Tage zukommen kann und nicht während der Nacht, d. h. in der Periode stärkster Abkühlung. Möglich wäre höchstens, daß die Wärmestrahlenabsorption des Anthocyans während des Tages eine erhöhte Assimilationsleistung und damit eine kälteresistenz erhöhende Zuckervermehrung bedingt, so daß also die durch Assimilationshemmung hervorgerufene Anthocyanbildung in gewisser Analogie zum Le Chatelierschen Prinzip eine gegenwirkende Rückwirkung auf die Assimilation zur Folge hätte. Dem steht jedoch vorderhand ein Befund von Willstätter und Stoll<sup>1</sup> entgegen, nach dem wenigstens bei *Acer Pseudoplatanus* kein Unterschied in der Assimilationsleistung zwischen der grünen und der rotblättrigen Rasse im Frühjahr besteht.

Auf alle Fälle wird durch die vorgetragene Auffassung eine Erklärungsmöglichkeit für den konträren Einfluß von Licht und Wärme auf die Anthocyanbildung geschaffen: Abkühlung setzt bei gleichbleibenden Lichtverhältnissen die Assimilationsleistung herab und begünstigt dadurch eine Verschiebung des Flavonol-Anthocyan-Gleichgewichts nach der Anthocyanseite, während bei Wiedererwärmung der umgekehrte Prozeß vor sich geht.

Der Verf. glaubt mit der in den letzten Abschnitten nachgewiesenen Beziehung zwischen Anthocyanbildung und Assimilation eine einheitliche Grundlage für die unter den verschiedensten

<sup>1</sup>) Willstätter u. Stoll, Untersuchungen üb. d. Assimilation d. Kohlensäure. Berlin. 1918. S. 141.



äußeren Umständen eintretende Rückbildung vegetativer Organe geschaffen zu haben und berechtigt zu sein, die primäre Funktion der Anthocyane und mit ihnen der Flavonole in der Verkopplung mit der Kohlensäureassimilation zu suchen.

#### IV. Über Anthocyanbildung in Blütenblättern.

Wenn im vorhergehenden die Anthocyanbildung in Blättern auf einen einfachen Hydrierungsprozeß der jederzeit vorhandenen Flavonolstufe zurückgeführt wurde, so fragt es sich, ob diese Betrachtungsweise auch auf die Anthocyanbildung in Blütenblättern ausgedehnt werden kann. Manche Gründe sprechen dafür, daß die Anthocyanentstehung in diesem Falle anders vor sich zu gehen pflegt.

Zunächst ist zu bemerken, daß dem Licht bei der Anthocyanbildung in Blüten bei weitem nicht die wichtige Rolle zukommt wie bei Laubblättern; von den daraufhin untersuchten Blüten zeigen nur wenige ein vollständiges Ausbleiben der Anthocyanfärbung im Dunkeln, wenn auch bei mehreren eine gewisse Hemmung in der Anthocyanbildung bei Verdunklung zu konstatieren ist (vgl. Karzel<sup>1</sup>, Fischer<sup>2</sup>). Ferner stellte Rosé<sup>3</sup> fest, daß in den Blüten von *Cobaea* Glukosidzucker erst zur Zeit der Blaufärbung auftritt; er schließt hieraus, daß in diesen Blüten das Anthocyan aus seinen Bausteinen aufgebaut wird. Diese Untersuchungen hat der Verf. in seiner früheren Arbeit insofern ergänzend weitergeführt, als er den glukosidischen Charakter des *Cobaea*anthocyans tatsächlich feststellte und das Vorkommen von Flavonol als Anthocyanvorstufe, wie auch eine Einwanderung des Anthocyans in die Blüten verneinen konnte.

Eine weitere Begründung für die Verschiedenheit der Anthocyanbildung in Laub- und Blütenblättern sieht der Verf. darin gegeben, daß die zahlreichen gelben Blüten sich trotz ihres reichen Flavonolgehaltes nur selten in irgendeinem Entwicklungsstadium rot anfärben.

<sup>1</sup>) Karzel. Österr. bot. Zeitschr. 1906. 56, No. 9 ff. (Ref. Justs bot. Jahresber. 35, I, 905.)

<sup>2</sup>) Fischer, Hugo. Flora. 1908. 98, 380.

<sup>3</sup>) Rosé. Compt. Rend. Acad. sc. Paris. 1914. 158. S. 955. Rev. gén. de Bot. 1914. 26, 257.

Ähnlich wie Cobaeablüten stellen die Blüten von *Victoria regia* ein günstiges Objekt für Untersuchungen in dieser Hinsicht dar, da auch bei ihnen eine zeitliche Trennung zwischen Blütenentfaltung und Anthocyanbildung gegeben ist. Zunächst war bei *Victoria* die offenbar noch nicht untersuchte Beziehung zwischen Anthocyanbildung und Belichtung zu prüfen: eine rein weiße Blüte wurde morgens 10<sup>h</sup>, kurz nach dem Aufblühen, an ihrem Standort im Gewächshaus durch Überstülpen eines tief ins Wasser reichenden Pappzylinders vollständig verdunkelt. Nach 5 Stunden waren die Blütenblätter, wie auch die morgens noch vollständig verdeckten Staubblätter, normal rot gefärbt; es ist also auch in diesem Fall die Anthocyanbildung vom Licht unabhängig. Eine Einwanderung des Farbstoffes findet ebenso wenig wie bei *Cobaea* statt, da abgeschnittene Blütenblätter, die bei 32° im Dunkeln gehalten wurden, nach 6 Stunden ebenfalls normal rot gefärbt waren.

Die chemische Untersuchung ergab folgendes: Der rote Farbstoff ist ein durch Säure spaltbares rhamnosefreies Diglukosid, dessen Sitz vornehmlich die Epidermis, in geringem Maße auch das innere Gewebe ist. Die Epidermis der weißen Blütenblätter beherbergt einen gelben Farbstoff, der jedoch keinen Flavonolcharakter besitzt, wie die Untersuchung der sauren Extrakte aus den Blütenblättern ergab: sowohl Blütenblätter in der Knospenlage, wie auch solche, die der Blüte einige Stunden nach der Blütenöffnung entnommen wurden, ergaben einen fast farblosen Extrakt; die daraus gewonnene Amylalkoholausschüttelung war nur leicht gelb gefärbt und wurde bei der Hydrierung mittels Zn und Salzsäure nur rosafarben; da sich dieser Farbton beim Erhitzen über Salzsäure nicht verstärkte, lag ein Flavonolmonoglukosid, bzw. rhamnosehaltiges Diglukosid vor und zwar nur in ganz geringen Mengen; zuckerfreies Flavonol war nicht vorhanden. Die amyalkohollösliche Komponente konnte dem sauren Extrakt durch dreimaliges Auswaschen mit Amylalkohol vollständig entzogen werden; die so behandelte wäßrige Schicht wurde beim Erhitzen mit stärkerer Schwefelsäure nicht sichtbar verändert, jedoch war die nunmehr vorgenommene Amylalkoholausschüttelung leicht gelblich gefärbt, ohne daß durch Hydrieren

und nachheriges Erhitzen eine Rötung zu erzielen war. Es konnte also keine dem Victoria-Anthocyan entsprechende Flavonolglukosidstufe nachgewiesen werden.

Anders verhielten sich die Blütenblätter nach eingetretener Anthocyanbildung, wobei sie unter denselben quantitativen Verhältnissen wie die weißen Blütenblätter zur Untersuchung kamen. Der amylalkoholische Auszug aus den stark roten Extrakten war bedeutend stärker gelb gefärbt als der aus weißen Blütenblättern, wurde bei der Hydrierung in der Kälte schön rot und dunkelte bei dem nach der Filtration vorgenommenen Erhitzen beträchtlich nach: es waren also ansehnliche Mengen eines Flavonolmonoglukosides bzw. rhamnosehaltigen Diglukosides, wie auch zuckerfreies Flavonol vorhanden. Ob gleichzeitig eine Anreicherung an rhamnosefreiem Flavonoldiglukosid stattgefunden hat, konnte wegen der mit dem vorhandenen Anthocyan übereinstimmenden Löslichkeitsverhältnisse nicht festgestellt werden (vgl. S. 18).

Um sicher zu sein, daß in den Blütenblättern nicht etwa Flavonolstufen von geringer Löslichkeit in verdünnter Säure vorhanden waren, wurden die Blätter nach der Säureextraktion mit Alkohol extrahiert und das Extrakt im Vakuum bei Zimmertemperatur eingedampft; der Rückstand wurde mit verdünnter Säure aufgenommen, worin er sich vollständig löste. Jedoch verhielten sich die auf diese Weise gewonnenen Extrakte genau wie die oben beschriebenen und zwar bei weißen wie bei roten Blüten. Es waren also bei der direkten Extraktion mit Säure den Blättern die Flavonole nicht quantitativ entzogen worden, ohne daß jedoch eine in verdünnter Säure unlösliche, alkohol-lösliche Komponente zurückgeblieben wäre, die mit der Rotfärbung hätte in Beziehung gebracht werden müssen.

Aus diesen Befunden, die gleichmäßig an vier Blüten im Laufe des Sommers erhalten wurden, ist der Schluß zu ziehen, daß das Anthocyan der Victoriablüten nicht aus einem in der weißen Blüte vorgebildeten Flavonol auf dem Weg der Hydrierung entsteht, sondern daß das Anthocyan und die größte Menge der Flavonole gleichzeitig aus ursprünglicheren Verbindungen gebildet werden.



Welcher Art diese letztgenannten Verbindungen sind, läßt sich zur Zeit nicht sagen; immerhin ist bemerkenswert, daß sich einige Analogien zu dem Stoff nachweisen lassen, der bei den noch grünen Cobaeablüten vom Verf. angetroffen wurde. Wurden nämlich weiße Victoriablütenblätter unter Thymolzusatz der Autolyse bei Luftzutritt überlassen, so färbte sich das Autolysat intensiv olivgrün, während bei Sauerstoffabschluß die rein weiße Farbe erhalten blieb. Beim Ausschütteln der Filtrate mit Amylalkohol ging der grüne Farbstoff quantitativ in diesen über; es scheint also hier die Oxydationsstufe irgendeiner phenolischen Verbindung vorzuliegen, die sich nach Farbcharakter und Amylalkohollöslichkeit verhält wie die grüne Substanz, die aus den noch grünen Cobaeablüten direkt, d. h. ohne vorherige Oxydation bei Autolyse, gewonnen werden kann<sup>1</sup>.

Es ist denkbar, daß es sich hier um Stoffe handelt, die zwischen den Phenylgruppen eine offene, zur Bildung eines Pyronrings fähige Molekülgruppe besitzen, also eine Umwandlung erleiden können, wie sie analog, jedoch entgegengesetzt bei der Allocyanidinbildung aus Cyanidin vor sich geht (vgl. S. 18). Im Umkreis der Flavone ist ein derartiger Stoff im Butein bekannt, das beim Erhitzen mit Säure durch Ringschluß in Butin, ein Flavanonderivat, übergeht und tatsächlich zugleich mit dem letztgenannten Stoff in den Blüten von *Butea frondosa* vorkommt.

Hier erhebt sich die Frage, ob sich aus dem beschriebenen Verhalten der Cobaea- und Victoriablüten ein allgemeinerer Gesichtspunkt für die Anthocyanbildung in Blüten gewinnen läßt. Die genannten Blüten haben das gemeinsam, daß die Anthocyanbildung bei Victoria nicht, bei Cobaea nur wenig vom Licht abhängig ist; zwar fand Fischer (a. a. O.) verdunkelte Cobaeablüten »noch am dritten Tage merklich heller gefärbt als die normalen«; jedoch ist auf keinen Fall eine vollständige Hemmung der Anthocyanbildung bei Cobaea im Dunkeln zu konstatieren, wie es die Regel darstellt bei der in Laubblättern vor sich gehenden Anthocyanbildung durch Flavonolhydrierung. Karzel fand bei Cobaea keinen Einfluß der Verdunklung auf die Farbstoffbildung. Aus diesen Tat-

<sup>1</sup>) Vgl. Noack, Kurt. Zeitschr. f. Bot. 1918. 10, 612 ff.

sachen läßt sich die Arbeitshypothese ableiten, daß vielleicht nur bei denjenigen Blüten, bei denen das Licht einen überwiegenden Einfluß auf die Anthocyanbildung ausübt (z. B. *Syringa*<sup>1)</sup>, *Cydonia*<sup>2)</sup>), der Farbstoff aus schon vorhandenem Flavonol auf dem Weg photochemischer Hydrierung entsteht, während bei den übrigen Blüten, d. h. der überwiegenden Mehrzahl, das Anthocyan aus ursprünglicheren Substanzen erst aufgebaut wird, wobei natürlich gleichzeitig ein entsprechendes Flavonol entstehen kann.

Ein gewisser Anhaltspunkt für diese Möglichkeit ist in dem Verhalten der Schaublüten von *Hydrangea paniculata* var. *grandiflora* gegeben. Bei diesen Blüten ist die Anthocyanbildung von der Blütenentwicklung zeitlich noch weiter getrennt als bei *Cobaea* und *Victoria* und ist im Gegensatz zu den beiden genannten Blüten nur im Licht möglich: Die rein weißen Schaublüten werden zur Zeit der Fruchtreife durch geotropische Stielkrümmung um 180° gedreht, so daß ihre Unterseite nach oben sieht<sup>3)</sup>; hierauf färben sich die dem Licht zugekehrten Teile rot, während bei Versuchen im Dunkeln nie Rotfärbung auftrat. In diesem Fall ließ sich nun im Gegensatz zu *Victoria* und *Cobaea* lange vor dem Eintritt der Rötung, schon im Frühjahr, eine reichliche Flavonolmenge nachweisen, die zu Anthocyan hydriert werden konnte.

## V. Anthocyaninspaltung mittels Tannase.

Bei seinen früheren Untersuchungen konnte der Verf. feststellen, daß der Pflanze die Fähigkeit zukommen kann, Anthocyanin fermentativ in Anthocyanidin und Zucker zu spalten; dieses Resultat wurde an roten Frühjahrsblättern von *Polygonum compactum* mittels des Autolyseverfahrens unter Sauerstoffabschluß erhalten. In weiterer Verfolgung dieser Tatsache wurde eine solche Anthocyan-spaltung noch bei einigen anderen Pflanzen, z. B. bei jungen Rosenlaubblättern, erzielt; ferner konnte bei Rutablättern auf dem Weg der Autolyse eine Spal-

<sup>1)</sup> Karzel. a. a. O.

<sup>2)</sup> Fischer, Hugo. a. a. O.

<sup>3)</sup> Noack, Kurt. Jahrb. f. wiss. Bot. 1921. 60, 135.

tung des Flavonols, des Rutins, nachgewiesen werden; ein näheres Eingehen auf diese Versuche erübrigt sich hier.

Die Identität des in den Polygonumblättern wirksamen Ferments konnte seiner Zeit nur insoweit festgestellt werden, als Vergleichsversuche seine Verschiedenheit von Emulsin ergaben. Angesichts der von Freudenberg<sup>1</sup> hergestellten konstitutionellen Beziehungen zwischen den Phloroglucingerbstoffen und den Anthocyanen lag es nahe, in der Tannase das anthocyaninspaltende Ferment zu erblicken, wenn auch Freudenberg mittels Tannase weniger Glukosidbindungen als Esterbindungen gesprengt hat.

Es zeigte sich in der Tat, daß Aspergillustannase eine Reihe von Anthocyaninen in kurzer Zeit zu hydrolysieren vermag. Untersucht wurden Cyanin, das Verf. selbst rein dargestellt hat, ferner eine Anzahl weiterer Anthocyanine, für deren Überlassung der Verf. ihrem Darsteller, Herrn Geh. Rat Prof. Dr. Willstätter, zu großem Dank verpflichtet ist.

Die Tannase wurde im wesentlichen nach der von Freudenberg<sup>2</sup> angegebenen Methode hergestellt: Züchtung von Aspergillus auf Nährlösung, die Tannin und Mineralsalze enthielt; Auswaschen der Pilzernte mit Azeton; Digerieren mit Wasser und Ausfällung der Tannase mit Alkohol. Das Verfahren wurde insofern abgeändert, als der Kulturflüssigkeit ganz geringe Mengen von Zinksulfat zugesetzt wurden, um die für Tannaseausbeute ungünstige Sporenbildung zu unterdrücken; es wurden auf diese Weise rein vegetative, sehr üppige Myzelien erzielt.

Bei Vorversuchen stellte sich als lästige Begleiterscheinung das Vorhandensein einer Oxydasenkomponente in dem Tannasenpräparat heraus, wie aus folgendem hervorgeht. Wurde eine kleine Menge Tannase mit reinem Cyaninchlorid, gelöst in destilliertem Wasser, im Wasserbad bei 40° gehalten, so ließ sich schon nach einer halben Stunde auf dem Wege der Ausschüttelung mit Amylalkohol unter H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>-Zusatz eine Cyaninhydrolyse feststellen: die amylalkoholische Ausschüttelung war leicht gelb gefärbt und nahm beim Erhitzen in Gegenwart ver-

<sup>1</sup>) Freudenberg, Die Chemie der natürlichen Gerbstoffe. Berlin. 1920.

<sup>2</sup>) —, a. a. O. S. 49 und Ber. d. d. chem. Ges. 1920. S. 958.



dünnter Salzsäure eine je nach Dauer der Fermenteinwirkung mehr oder minder starke Rotfärbung an. Da während der Fermenteinwirkung die relativ schwach konzentrierte Cyaninlösung sich natürlich zur farblosen Pseudobase isomerisiert hatte, ist es verständlich, daß auch das abgespaltene Cyanidin vor dem Ansäuern und Erhitzen als Pseudobase vorlag. Andererseits bewirkte das Ansäuern des Cyanin-Tannasegemischs vor dem Ausschütteln mit Amylalkohol eine sofortige Rotfärbung, die jedoch um so geringer war, je länger die Tannaseeinwirkung angedauert hatte, d. h., je mehr von dem leicht ins Farbsalz umwandelbaren glukosidischen Farbstoff in das schwieriger zu isomerisierende Aglukon aufgespalten war. Der Farbton der mit Salzsäure erhitzten, natürlich nur das Aglukon enthaltenden Amylalkoholausschüttelung war jedoch nicht rein rot, sondern hatte einen mehr oder minder starken Stich ins Gelbliche; bei sehr lange dauernder Fermenteinwirkung resultierte überhaupt nur ein gelber Farbstoff. Es lag natürlich nahe, diesen Befund auf die Mitwirkung einer Oxydase zurückzuführen, was dadurch bewiesen werden konnte, daß Zusatz von einem Oxydasepräparat aus Kartoffelschalen oder von anorganischen Sauerstoffüberträgern das Auftreten eines gelben Spaltproduktes wesentlich beschleunigte:

Es wurden 0.05% Cyaninchlorid enthaltende wäßrige Lösungen in Mengen von je 9 ccm mit 1 ccm Tannaselösung und z. B. 0.1%  $\text{MnSO}_4$ , 0.1% Mohrschem Salz oder Spuren von  $\text{Fe}_2\text{O}_3$  versetzt und vier Stunden bei 40° gehalten; die Farbe der mit Salzsäure erhitzten amyalkoholischen Ausschüttelung war in keinem Falle rein rot, sondern variierte in den einzelnen Versuchen zwischen braunstichigem Rot und Gelbbraun. Ebenso wirkte ein Zusatz von  $1.25 \cdot 10^{-3}$  Mol.  $\text{Na}_2\text{CO}_3$  zu 10 ccm Cyanin-Tannase-Gemisch oxydationsfördernd ohne wesentliche Hemmung der Glukosidspaltung.

Wie empfindlich das System Cyanin-Tannase gegen Luft-sauerstoff ist, geht auch daraus hervor, daß eine weit beträchtlichere Cyanidinoxidation beobachtet wurde, wenn als Lösungsmittel Leitungswasser an Stelle von destilliertem Wasser bei den Fermentversuchen ohne Zusatz von Sauerstoffüberträgern verwandt wurde.

Die Oxydasenwirkung des Tannasepräparates konnte durch Abschluß des Luftsauerstoffs ( $N_2$ -Atmosphäre, Paraffinöl) ausgeschaltet werden, auf einfachere Weise jedoch durch Zusatz geringer Salzsäuremengen, wodurch die Tannasenwirkung nicht, die Oxydasenwirkung dagegen vollständig, und zwar auch in Gegenwart der oben genannten Sauerstoffüberträger gehemmt wurde.

Es lag nicht in der Absicht des Verfassers, die Abhängigkeit der Tannasebildung von der Wasserstoffionenkonzentration ( $P_H$ ) zu bestimmen; immerhin mußten für nachher zu besprechende Versuche optimale Aziditätsbedingungen geschaffen werden, wofür die Festlegung der Titrationsazidität hinreichend war.

Eine 0,05proz. Cyaninchloridlösung in destilliertem Wasser wurde in Mengen von je 7 ccm, die sich in gleichweiten Reagenzgläsern befanden, mit 1 ccm Tannaselösung und verschiedenen Mengen einer  $\frac{1}{10}$  Salzsäure versetzt und durch Wasserzusatz auf gleiches Volumen (10 ccm) gebracht; zur Kontrolle wurde eine HCl-freie Lösung angesetzt und eine ebensolche, die jedoch zuvor 3 Minuten im kochenden Wasserbad gehalten worden war. Die HCl-Konzentrationen waren in Molen ausgedrückt folgende: 1.  $2 \cdot 10^{-4}$ , 2.  $1 \cdot 10^{-4}$ , 3.  $0,5 \cdot 10^{-4}$ , 4.  $0,25 \cdot 10^{-4}$ , 5.  $0,12 \cdot 10^{-4}$ , 6.  $0,06 \cdot 10^{-4}$ , 7. 0, 8. 0 (erhitzt). Die Röhrchen wurden 4 Stunden im Wasserbad bei  $40^\circ$  gehalten.

In diesem Falle war natürlich, infolge Anwesenheit freier Säure, die Isomerisation des Cyanins zur farblosen Pseudobase nach Maßgabe der H-Ionenkonzentration mehr oder weniger gehemmt, so daß noch nach 4 Stunden die Portionen mit höherem HCl-Gehalt beträchtlich rot gefärbt waren. Nach dieser Zeit wurden die Röhrchen mit je 3 ccm 2proz.  $H_2SO_4$  versetzt, worauf sofort in dem Maß eine Rotfärbung bzw. Verstärkung der schon vorhandenen eintrat, als noch ungespaltenes Cyanin vorhanden war. Die einzelnen Portionen wurden nun mit je 5 ccm Amylalkohol ausgeschüttelt, der nach einmaligem Waschen mit 10proz.  $H_2SO_4$  (zwecks Entfernung etwaiger Cyaninspuren) in den Portionen mit höherem HCl-Gehalt ebenfalls leicht rot gefärbt war; es war also auch das Cyanidin in um so größerer Menge in Form seines Farbsalzes abgespalten

worden, je höher die H-Ionenkonzentration während des Versuches lag. Die vollständige Menge des abgespaltenen Cyanidins ergab sich aber in allen Fällen natürlich erst beim Erhitzen der amyalkoholischen Lösung auf 100° in Gegenwart verdünnter Salzsäure.

Beim kolorimetrischen Vergleich der einzelnen Portionen ergab sich nun, daß  $2 \cdot 10^{-4}$  Mol HCl in 10 ccm die Tannasewirkung stark hemmte, während in den übrigen mit HCl versetzten Röhrchen der größte Teil des Cyanins aufgespalten worden war derart, daß die HCl-Konzentration von  $0,12 \cdot 10^{-4}$  Mol in 10 ccm das Optimum darstellte; bei der nächst niedrigeren HCl-Konzentration war, nach dem Verhalten der mit Amylalkohol ausgeschüttelten wäßrigen Schicht beurteilt, zwar der größte Teil des Cyanins gespalten worden, jedoch war der Farbton der mit HCl erhitzten Amylalkoholausschüttelung gelbstichig rot, d. h. es hatte die vorhandene Säuremenge während der Tannaseeinwirkung nicht genügt, um die Oxydasenwirkung vollkommen auszuschalten; dies war natürlich noch mehr in der HCl-freien Kontrolle der Fall, deren amyalkoholische Ausschüttelung nach dem Erhitzen mit HCl einen gelbbraunen Ton hatte. Zu bemerken ist, daß die Mengen des in Gegenwart von  $1 \cdot 10^{-4}$  bis  $0,12 \cdot 10^{-4}$  Mol. HCl abgespaltenen Cyanidins nicht beträchtlich verschieden waren und ein deutlicher Abstand gegen die  $2 \cdot 10^{-4}$  Mol. HCl enthaltende Portion vorhanden war. In der Kontrollportion, die vor dem Versuch 3 Minuten erhitzt worden war, konnte keine Spur einer Cyaninspaltung nachgewiesen werden: Die amyalkoholische Ausschüttelung blieb beim Erhitzen mit HCl vollkommen farblos, während die angesäuerte wäßrige Schicht in einem Maße rot gefärbt war, der dem Gehalt der Stammlösung vollständig glich; die Tannase ist also durch die Siedehitze zerstört worden.

Angesichts der nicht durchführbaren Abtrennung der Oxydase von dem Tannasepräparat war es nicht möglich, unter den hier eingehaltenen Versuchsbedingungen ein genaues Optimum für die H-Ionenkonzentration anzugeben, zumal natürlich auch das ungespalten bleibende Cyanin der Oxydasenwirkung anheimfallen und daher nicht als Gradmesser benutzt werden kann; der angeführte Wert von  $0,12 \cdot 10^{-4}$  Mol. HCl in 10 ccm besagt



nur, daß bei dieser Konzentration die Oxydasenwirkung ohne wesentliche Hemmung der Tannasewirkung ausgeschaltet werden kann, und wurde daher als Grundlage für die Untersuchung der Abhängigkeit der Hydrolysengeschwindigkeit von der Fermentkonzentration benutzt:

I. Zunächst wurde das theoretisch nicht einwandfreie Verfahren eingeschlagen, auf gleiche Cyaninchloridmengen verschiedene Fermentkonzentrationen gleich lange einwirken zu lassen. Der Fehler dieser Anordnung besteht darin, daß bei Fermentprozessen die Reaktionsgeschwindigkeit auch von der Menge des Substrats und seiner Spaltprodukte abhängig sein kann und sich die dadurch geschaffene Abweichung bei niederen Fermentkonzentrationen im Laufe des Versuchs nicht ausgleicht. Jedoch bedingten derartige Verhältnisse im vorliegenden Fall keine besonders starke Störung der Versuchsreihe.

Die Anordnung war folgende: 0,05 g Cyaninchlorid wurden in 80 ccm destilliertem Wasser gelöst und in 6 Reagenzgläser je 8 ccm abgefüllt; hierauf wurden je 0,12 ccm  $n_{10}$  HCl und je 1 ccm Fermentlösung in steigender Konzentration hinzugefügt und das Volum durch Wasserzusatz überall auf 10 ccm gebracht. Die einzelnen Portionen enthielten dann 0,05% Cyaninchlorid,  $0,12 \cdot 10^{-4}$  Mol. HCl und Tannasepräparat in ff. Konzentrationen einer geometrischen Reihe: 1. 0,0005 %, 2. 0,0008 %, 3. 0,0012 %, 4. 0,002 %, 5. 0,0032 %, 6. 0,005 %. Die Röhrchen wurden  $2\frac{1}{2}$  Stunden bei  $40^{\circ}$  im Wasserbad gehalten, hierauf mit je 3 ccm 20proz.  $H_2SO_4$  angesäuert und mit je 5 ccm Amylalkohol ausgeschüttelt. Diese Ausschüttelungen wurden nach einmaligem Waschen mit gleichen Mengen 10proz.  $H_2SO_4$  in Gegenwart von verdünnter Salzsäure erhitzt und die Mengen des auf diese Weise aus dem abgespaltenen Cyanidin entstandenen Farbsalzes kolorimetrisch ausgewertet. Als Standardlösung diente eine amyalkoholische Cyanidinlösung, die aus 8 ccm der Cyanin-Stammlösung nach quantitativer Säurehydrolyse und Ausschütteln mit 5 ccm Amylalkohol erhalten worden war. Der kolorimetrische Ablesefehler wurde zu ca. 8% bestimmt.

Es zeigte sich, daß die Reaktionsgeschwindigkeit der Fermentkonzentration annähernd proportional war; wird also die Reaktionsgeschwindigkeit mit  $k$ , die Ferment-

konzentration mit  $F$  bezeichnet, so gilt die bei Fermentreaktionen häufig angetroffene Gleichung:

$$k = rF^m$$

wobei  $m = 1$  ist, d. h.:  $\frac{k}{F} = r$  (konst.).

Folgende Tabelle mag das Gesagte illustrieren:

Relative Ferment- konzentration	Abgespaltenes Cyanidin in mg	$\frac{k}{F} \times 10$
1	0,07	0,7
1,6	0,13	0,86
2,5	0,21	0,87
4	0,36	0,90
6,4	0,62	0,96
10	1,12	1,12

$t = 40^0$ ; Versuchsdauer =  $2\frac{1}{2}$  Stunden.

II. Nachdem auf diese Weise ein orientierender Einblick in den Charakter der Reaktion gegeben war, wurde der korrekte Weg eingeschlagen und die Zeit bestimmt, in der aus gleichen Cyaninmengen durch verschiedene Tannasekonzentrationen dieselbe Cyanidinmenge abgespalten wird. Es wurde ein Reihenversuch in der in I beschriebenen Weise angesetzt und die Fermentreaktion durch Zusatz von je 3 ccm 20proz.  $H_2SO_4$  unterbrochen in Zeitabständen, die sich aus der jeweiligen Fermentkonzentration auf Grund des vorhin beschriebenen Resultats berechnen ließen; unter Zugrundelegung einer Versuchsdauer von 15 Minuten für die relative Fermentkonzentrationen = 1 ergab sich die Reihe: 1. 15', 2. 23,5', 3. 37,5', 4. 60', 7. 93,7', 8. 150'. Der kolorimetrische Vergleich der abgespaltenen Cyanidinmengen ergab vollständige Übereinstimmung des Farbstoffgehalts bei sämtlichen Fermentkonzentrationen, auch nachdem die hellroten Amylalkohollösungen durch Zusatz gleicher Mengen neuen Amylalkohols noch lichtdurchlässiger gemacht wurden und damit eine größere Genauigkeit im kolometrischen Vergleich erzielt worden war.

Aus dem Gesagten geht schon hervor, daß das Auftreten einer Abbauzwischenstufe in Form eines Cyanidinmonoglukosids nicht wahrscheinlich ist; immerhin mögen noch einige, diesen

Punkt beleuchtende Tatsachen angeführt werden: Wie früher betont wurde, verteilen sich die Anthocyanmonoglukoside zwischen Amylalkohol und verdünnter Säure. Wurden jedoch die Ausschüttelungen mit Amylalkohol nach den verschiedensten Zeiten der Tannaseeinwirkung vorgenommen, so ließ sich aus ihnen, soweit sie überhaupt schon vor dem Erhitzen rot gefärbt waren, nie eine Spur des Farbstoffs in verdünnte Säure überführen; (die oben beschriebene Auswaschung der Amylalkohol-ausschüttelung mit 10proz. Schwefelsäure war eine an sich überflüssige Vorsichtsmaßregel, die darin begründet war, daß hier und da kleine Anthocyandiglukosidmengen in die amyalkoholische Ausschüttelung mechanisch mit hineingerissen werden können). In farblosen Amylalkoholauszügen aus den fermentierten Cyaninlösungen war das Vorhandensein von Monoglukosiden von selbst auszuschließen, da diese sich beim Ansäuern so rasch wie Diglukoside aus der Pseudobase ins Farbsalz rückverwandeln und die Lösungen vor der Ausschüttelung mit Amylalkohol immer angesäuert wurden. Ferner war die zweite Amylalkoholextraktion aus solchen fermentierten Lösungen, die auf Grund ihres HCl-Gehalts etwas Cyanidinfarbsalz an die erste Amylextraktion abgegeben hatten, farblos und nicht rot, wie es beim Vorhandensein eines Monoglukosids gemäß seiner Verteilungszahl zwischen Amylalkohol und verdünnter Säure zu erwarten gewesen wäre.

Eine andere Frage ist die, ob die Tannase das Cyanidinmolekül selbst anzugreifen vermag, wobei zunächst an eine Spaltung des Pyronrings zu denken wäre. Unter den gewählten Versuchsbedingungen ist dies nicht der Fall; wurde nämlich in Fermentversuchen, in denen ungefähr 25% des Cyanins noch nicht gespalten waren, die nach Entzug des Cyanidins verbleibende Farbstoffmenge mit Säure hydrolysiert und dieses Cyanidin ebenfalls in Amylalkohol übergeführt, so war die Summe der beiden Cyanidinlösungen so stark gefärbt wie eine amyalkoholische Kontrolllösung, die ausschließlich durch Säurehydrolyse aus einer gleich großen Menge der Cyaninstammlösung gewonnen worden war. Es ist also zum mindesten ein den Farbstoffcharakter vernichtender Abbau des Cyanidins ausgeschlossen und wohl auch eine Spaltung des Pyronrings



unter Bildung von Allocyanidin, da dieses im Gegensatz zu Cyanidin einen bläulichen Ton besitzt, während das auf fermentativem Wege erhaltene Spaltprodukt im Farbton mit dem durch Säurehydrolyse gewonnenen Cyanidin vollständig übereinstimmte.

Zusammenfassend läßt sich aus den bis jetzt beschriebenen Versuchen folgendes entnehmen: Der Abbau des Cyanins durch *Aspergillus*-, „Tannase“ geht bei 40° sehr rasch vor sich und besteht in einer Abspaltung der beiden Glukosemoleküle; gleichzeitig findet eine Oxydation der Farbstoffkomponente statt, die auf die Anwesenheit einer Oxydase im Tannasenpräparat zurückzuführen ist und durch Einhaltung einer gewissen H-Ionenkonzentration ohne merkliche Beeinflussung der eigentlichen Tannasewirkung ausgeschaltet werden kann. Die Reaktion zwischen Tannase und Cyanin entspricht unter der Voraussetzung, daß sie sich im homogenen System abspielt, bei den gewählten Aciditätsverhältnissen dem monomolekularen Typus.

Es war nun die Frage zu erledigen, ob die *Aspergillus*-tannase ganz allgemein die Anthocyanine aufzuspalten vermag; orientierende Versuche mit Extrakten aus verschiedenen blauen und roten Blüten, auf die weiter unten zurückzukommen sein wird, ergaben, daß dies nicht der Fall ist. Es wurden daher Versuche mit den oben erwähnten, dem Verf. von Herrn Geh. Rat. Prof. R. Willstätter überlassenen reinen Anthocyaninen angestellt, die in derselben Weise wie bei den Cyaninversuchen beschrieben, vorgenommen wurden.

Das Resultat war folgendes: Pelargonin, Malvin und Chrysanthemin werden durch Tannase fast ebenso rasch wie Cyanin gespalten; etwas langsamer geht die Spaltung des Mekocyanins, des Mohnfarbstoffes, von sich; wie das Cyanin werden auch alle die genannten Stoffe von den Oxydasenkomponenten des Tannasepräparates angegriffen, deren Wirkung auch hier durch Zusatz geringer HCl-Mengen ausgeschaltet werden konnte. Violanin, der Farbstoff des Stiefmütterchens, wurde dagegen nicht in sichtbarem Maße von Tannase angegriffen, auch nicht, wenn die Fermenteinwirkung unter Thymolzusatz auf 40 Stunden ausgedehnt und die H-Ionen-

konzentration variiert wurde; daß der Thymolzusatz die Fermentwirkung nicht beeinträchtigt, wurde an Kontrollversuchen mit Cyanin festgestellt. Ebenso wenig wie die andern Farbstoffe konnte Violanin durch Emulsin, auch nicht nach 48stündiger Einwirkung, gespalten werden: auch die Oxydasenkomponente des Tannasepräparates war anscheinend ohne Wirkung auf Violanin. Bei den Versuchen mit Violanin mußte natürlich eine kolorimetrische Vergleichung der amyalkoholischen Lösungen wie auch der wäßrigen Schichten vom Fermentversuch mit solchen von den Kontrollversuchen vorgenommen werden, da dieses Anthocyanin ein rhamnosehaltiges Glukosid ist und als solches sich zwischen Amylalkohol und verdünnter Schwefelsäure verteilt.

Es wäre denkbar gewesen, daß die Wirkungslosigkeit der Tannase gegenüber Violanin auf irgend welchen kleinsten, fermentlähmenden Beimengungen des Violaninpräparates beruht hätte, ohne daß jedoch hierdurch die allgemeine chemische Reinheit der Substanz in Frage zu stellen gewesen wäre. Dies war jedoch nicht der Fall, da reines Cyaninchlorid, das einer Violaninlösung zugesetzt wurde, in normaler Zeit durch Tannase glatt gespalten wurde. Außerdem ist zu betonen, daß die Säurehydrolyse des Violanins so rasch wie bei den anderen Anthocyaninen verläuft.

Wie schon erwähnt, wurden auch die aus zahlreichen Pflanzen gewonnenen Anthocyanine unbekannter Konstitution von Tannase zum Teil nicht angegriffen. Die betreffenden Blüten- oder Laubblätter wurden (evtl. mittels Zerreiben) kalt mit 95proz. Alkohol extrahiert, die nach  $\text{CaCO}_3$ -Zusatz filtrierten Extrakte bei 90° eingedampft, der Rückstand mit Wasser aufgenommen und filtriert, worauf in der oben beschriebenen Weise unter Variieren der H-Ionenkonzentration und der Versuchsdauer das Verhalten der Farbstoffe gegen Tannase und Emulsin geprüft wurde. Hierbei erwiesen sich als nicht spaltbar, und zwar weder von Tannase noch von Emulsin die Farbstoffe der Blüten von *Viola tricolor* (mehrere Rassen), *Impatiens spec.*, *Camellia japonica*, *Begonia spec.*, *Muscari comosum*, ferner die Farbstoffe der Laubblätter roter *Coleus*- und *Begonia*rassen; leicht spaltbar war u. a. das

Anthocyaninmonoglukosid bzw. rhamnosehaltige Diglukosid der Cyclamenblüten. In sämtlichen negativen Fällen konnte das Vorhandensein fermentlähmender Begleitsubstanzen in den Organextrakten auf Grund der glatten Aufspaltung hinzugefügten reinen Cyanins ausgeschlossen werden; ferner waren sämtliche Farbstoffe durch Säure in der Hitze leicht spaltbar.

Das verschiedene Verhalten der Anthocyanine gegen Tannase gibt vielleicht ein Mittel in die Hand, um bei umfassender Vergleichung der bis jetzt von Willstätter und seinen Mitarbeitern dargestellten Anthocyanfarbstoffe einen Anhaltspunkt für Art und Ort der Zuckerbindung zu gewinnen. Auffallend ist, daß von den chemisch reinen Präparaten, die dem Verf. zur Verfügung standen, nur das Violanin nicht spaltbar war. Gerade an diesem Farbstoff haben Willstätter und Weil<sup>1)</sup> festgestellt, daß die beiden im Molekül enthaltenen Zuckerarten, Glukose und Rhamnose, nicht in einfachem Verhältnis zu einander stehen, wie es sonst bei den (diglukosidischen) Anthocyaninen der Fall ist, sondern daß hier in Analogie mit zahlreichen Fällen in der Quercitrinreihe noch nicht geklärte, verwickeltere Beziehungen zwischen Aglukon und Zucker herrschen. Damit ist nicht gesagt, daß die Tannaseresistenz der Farbstoffe, die der Verf. mittels Alkohol aus Pflanzenteilen extrahierte, auf dieselbe Ursache zurückzuführen wäre; in diesem Falle könnte eine, die Fermentwirkung hemmende Bindung der Farbstoffe an andere Substanzen vorliegen, die bei der angewandten primitiven Extraktionsmethode nicht gesprengt worden ist; so fanden Willstätter und Mieg<sup>2)</sup> den Blütenfarbstoff von Delphinium Consolida, das Delphinin, an 2 Mol. p-Oxybenzoësäure gebunden, die beim Kochen mit Salzsäure zugleich mit 2 Mol. Glukose abgespalten werden konnten.

Auf Grund der nahen Verwandtschaft von Anthocyanen und Flavonolen war zu erwarten, daß die Aspergillustannase auch Flavonolglukoside zu spalten vermag. Der Verf. prüfte die Wirkung seines Tannasepräparats gegenüber Quercitrin und verwandte zum Nachweis der Spaltung die im Kap. III, 2 beschriebene Tatsache, daß Flavonolglukoside in

<sup>1)</sup> Willstätter und Weil. Liebigs Ann. 1916. 412, 180.

<sup>2)</sup> Willstätter und Mieg. Liebigs Ann. 1914—1915. 408, 63.



amylalkoholischer Lösung sich direkt zu Anthocyan hydrieren lassen, während die zuckerfreien Flavonole hierbei zunächst (farblose) Anthocyanidinpseudobasen liefern, die erst beim Erhitzen mit Säure ins rote Farbsalz übergehen:

Eine wäßrige Quercitrinlösung wurde, wie bei den Fermentversuchen an Anthocyanen beschrieben wurde, mit Tannase und HCl versetzt und 8 Std. bei 40° gehalten. Hierauf wurde die Lösung zusammen mit dem inzwischen entstandenen Quercetin-niederschlag mit Amylalkohol ausgeschüttelt und der amylalkoholische Auszug in der Kälte hydriert, wobei die Lösung farblos blieb; als danach die Lösung filtriert und erhitzt wurde, nahm sie eine schön rote Färbung an. In Kontrollversuchen wurde die Quercitrin-Tannaselösung zunächst 3 Min. im kochenden Wasserbad gehalten und dann 8 Std. bei 40° sich selbst überlassen; in diesem Fall färbte sich der aus der niederschlagsfreien Lösung gewonnene Amylalkoholauszug schon während des Hydrierens in der Kälte schön rot. Hieraus geht hervor, daß Tannase aus Quercitrin den Zucker abzuspalten vermag, wobei das Aglukon, das Quercetin, intakt bleibt.

Die Untersuchung wurde nicht auf weitere chemisch reine Flavonole ausgedehnt; es ist jedoch zu vermuten, daß auch andere Flavonolglukoside durch Tannase gespalten werden können. So konnte in Extrakten aus Blättern von *Ruta graveolens* ein flavonolisches Aglukon abgespalten werden in einer Menge, die auf das in diesen Blättern reichlich vorkommende Rutin bezogen werden mußte.

Die Aspergillustannase hat also nicht nur die Fähigkeit, Esterbindungen zu spalten, sondern vermag auch Glukosidverbindungen zu lösen; sie stellt demnach offenbar ein Fermentgemisch dar, worauf auch Freudenberg<sup>1</sup> hinweist, da schon Pottevin<sup>2</sup> außer Phenylsalicylat und Fetten auch phenolische Glukoside (Arbutin) mittels Aspergillustannase gespalten hat. Sigmund<sup>3</sup> berichtet über eine fermentative Spaltung des Aesculins und macht hierfür ein spezifisches Ferment, »Aesculase«, verantwortlich; in Anbetracht der vielseitigen Wirkung der

<sup>1</sup>) Freudenberg. *Chemie d. nat. Gerbstoffe*. Berlin. 1920. S. 50.

<sup>2</sup>) Pottevin. *Compt. rend. Acad. des Sc.* 1901. **132**, 706.

<sup>3</sup>) Sigmund. *Monatshefte d. Chemie*. 1910. **31**, 657.

„Tannase“ dürfte nicht nur die Aesculase mit Tannase identisch sein, sondern wohl auch eine Reihe ähnlicher Enzyme wie Populase, Salicase usw.

---

Der Abbaufähigkeit, wenigstens einer Reihe von Anthocyan- und Flavonolglukosiden durch Tannase kommt sicher eine physiologische Bedeutung zu. Dies ergibt sich aus den früher erwähnten Autolyseversuchen des Verf.s an einer Reihe geröteter Frühjahrs-Laubblätter, bei denen eine fermentative Anthocyaninspaltung nachgewiesen werden konnte. Allgemeines über diesen Punkt kann natürlich erst festgestellt werden, wenn eingehende Untersuchungen über die Verbreitung der Tannase und die etwaige Abhängigkeit ihres Vorkommens von gewissen Entwicklungszuständen der Pflanze vorliegen. Soviel läßt sich jedoch wohl jetzt schon entnehmen, daß den Anthocyan- und Flavonolglukosiden auch auf Grund ihres Zuckergehalts eine Bedeutung im Stoffwechsel zukommen wird. Dies war ja bislang der leitende Gesichtspunkt der Autoren, die sich mit der Stoffwechsel-Physiologie der Glukoside befaßten, derart, daß die aglukonischen Komponenten mehr oder weniger als Konservatoren des allein als wichtig erachteten Zuckers angesprochen wurden. In den vorhergehenden Abschnitten glaubt der Verf. jedoch hinlänglich eine lebhaftete Teilnahme der Aglukonkomponenten am Stoffwechsel gezeigt zu haben, soweit Anthocyane und Flavonole in Betracht kommen. Immerhin war es wünschenswert auch eine Verwendung der Anthocyanine als Zuckerquellen direkt nachzuweisen.

Solche Versuche lassen sich begreiflicherweise an höheren Pflanzen nur unvollkommen erledigen; es wurde daher untersucht, ob Anthocyanin, das Hefekulturen als einzige Zuckerquelle geboten wurde, eine Abspaltung des Zuckers erleidet. Folgende Kulturen wurden angesetzt:

1. 20 ccm 10proz. Glukoselösung + 2 g Preßhefe + 0,01 g Cyaninchlorid,
2. 20 ccm Wasser + 2 g Preßhefe + 0,01 g Cyaninchlorid,
3. 20 ccm 10proz. Glukoselösung + 2 g Preßhefe.

Die Kulturen wurden 17 Stunden bei 39° gehalten, wobei Kultur 1 und 3 gleichstarke Gärung zeigte; hierauf wurde mit

je 3 ccm 20proz. Schwefelsäure angesäuert und filtriert. Das Filtrat von Kultur 1 hatte denselben Farbgehalt, wie eine hefefreie Kontrolllösung; das Filtrat von Glas 2 war deutlich heller gefärbt. Der hierauf hergestellte amyalkoholische Auszug aus Filtrat 1 war gelb gefärbt und wurde beim Erhitzen über HCl nur leicht rosarot, während der amyalkoholische Auszug aus Filtrat 2 blaßrot gefärbt war und beim Erhitzen über HCl schön hellrote Farbe annahm. Die amyalkoholische Ausschüttelung des Filtrates 3 war wie beim Filtrat 1 gelb gefärbt, woraus erhellt, daß die Gelbfärbung des amyalkoholischen Auszugs 1 nicht auf einer Cyaninoxidation beruhte, sondern seinen Grund im normalen Stoffwechsel der Hefe haben muß.

Hieraus geht hervor, daß Hefe bei Abwesenheit von Zucker Cyanin zu spalten vermag, während bei Zuckergegenwart eine derartige Einwirkung auf Cyanin nur in Spuren stattfindet; Anthocyanin kann also als Zuckerquelle verwandt werden. Wie bei *Aspergillus* wird auch hier die Tannase nur im Bedarfsfall in größerer Menge gebildet.

Dieser Befund stellt nebenbei eine indirekte Bestätigung der früher bezweifelte, erst von Biddle und Kelley<sup>1</sup> exakt festgestellten Tatsache dar, daß die Hefe bei der Tanningärung beteiligt ist.

Aus dem Gesagten ergibt sich, daß das Verschwinden der Anthocyanine in vegetativen Organen auf verschiedene Weise vor sich gehen kann; Dehydrierung zu Flavonol, Aufspaltung in Cyanidin und Zucker, oder Aufspaltung des entstandenen Flavonols. Ob diese Prozesse in allen Pflanzen stattfinden und wie sie bejahendenfalls ineinandergreifen, ist Sache weiterer Untersuchung. Der negative Ausfall der Mehrzahl der Autolyseversuche, die der Verf. im Laufe der Jahre vorgenommen hat, wie auch die Wirkungslosigkeit der Tannase gegenüber zahlreichen Anthocyaninen scheint jedenfalls nicht generell für ein Verschwinden des Farbstoffs auf dem Weg der Hydrolyse zu sprechen. Hierbei muß noch betont werden, daß eine Entfärbung anthocyanhaltiger Organe noch auf andere Weise er-

<sup>1</sup>) Biddle und Kelley. Journ. of the Amer. Chem. Soc. 1912. 34, 919.



folgen kann, so durch Isomerisierung des Farbsalzes zur Pseudobase, wie sie Willstätter bei der Kornblume und der Verf. (a. a. O.) an mehreren andern Pflanzen nachweisen konnte.

In diesem Zusammenhang mag das Verhalten junger geröteter Ilexblätter erwähnt werden. Trotz starken Farbgehalts des intakten Blattes erscheinen Blattquerschnitte, die zur mikroskopischen Untersuchung angefertigt werden, oft fast anthocyanfrei; erst auf Zusatz von 10 proz. Schwefelsäure tritt eine Rötung des Chlorophylls, besonders der Pallissadenzellen ein. Es scheint also hier durch den Wundreiz eine Verminderung der H-Ionenkonzentration eingetreten zu sein, die eine Isomerisierung des Farbstoffs zur Pseudobase zur Folge hatte, Verhältnisse wie sie der Verf. früher (a. a. O.) für die von Fitting<sup>1)</sup> beobachtete Ausbleichung erwärmter *Erodium*blüten in Anspruch genommen hatte.

## VI. Die Beziehung zwischen Anthocyanen und Gerbstoffen.

Bekanntlich wurde von jeher zwischen Anthocyanen und Gerbstoffen eine enge Beziehung angenommen, die sich im Zeitalter mikroskopisch-chemischer Untersuchung dahin präzierte, daß die Anthocyane aus Gerbstoffen, wenigstens aus einem Teil der eisengrünenden, entstehen sollten. Hierbei wurde jedoch, wie der Verf. schon früher (a. a. O.) hervorhob, die Existenz der eisengrünenden Flavonole nicht berücksichtigt, d. h. der Substanzen, die nichts anderes als die dehydrierte Stufe der Anthocyane darstellen. Immerhin mußte auch der Verf. auf Grund der von ihm nachgewiesenen Umwandlungsfähigkeit des Cyanidins in eine gerbstoffrotähnliche Substanz einen Zusammenhang zwischen Anthocyanen und Gerbstoffen annehmen und kam zur Vermutung, daß Anthocyane, bzw. Flavonole, und Gerbstoffe aus denselben Bausteinen entstehen. Die Untersuchungen Freudenberg's (a. a. O.) haben nun neuerdings gezeigt, daß zwischen der Anthocyan-Flavonol-Gruppe und einer bestimmten Gerbstoffgruppe, den Phloroglucingerbstoffen, eine konstitutionelle Verwandtschaft besteht. Und gerade diese Gerbstoffgruppe ist es, in der bei der Erhitzung mit Säuren eine

<sup>1)</sup> Fitting. Zeitschr. f. Bot. 1912. 4, 81.

Gerbstoffrotbildung angetroffen wird. Diese Rotbildung schreibt Freudenberg einer Kondensation der Phloroglucinkerne unter Wasseraustritt zu.

Die gerbstoffrotähnliche Substanz, die der Verf. aus Cyanin erhalten hatte, war mittels Erhitzen in Gegenwart geringer Formaldehydmengen und HCl gewonnen worden. In seiner früheren Arbeit ließ der Verf. die Frage nach dem Chemismus der Reaktion offen, steht jetzt aber nicht an, den Prozeß als eine Kondensation zu betrachten, wie sie ja häufig durch Formaldehyd realisiert werden kann. Mit der Bildung der »Rote« aus Gerbstoffen stimmt diese Reaktion auch insofern überein, als die kondensierte Substanz um so schwerer löslich wird, je länger die Erhitzung dauert; gleichzeitig verliert sich der Indikatorcharakter des ursprünglichen Anthocyans immer mehr. Folgende Versuchsreihe mag dies illustrieren; je 10 ccm einer 0,05 proz. Cyaninchloridlösung wurden in verdünnter Salzsäure unter Zusatz von 0,5 ccm einer 30proz. Formalinlösung verschieden lange auf 100° erhitzt und die schon in den ersten 20 Minuten beginnende Ausfällung wie folgt untersucht:

Erhitzungs- dauer	Farbe:		Verhalten des Niederschlags gegen		
	der Lösung	der Ausfällung	Äthylalkohol	Amylalkohol	Soda
2 Stunden	blaßviolett	dunkelrot	leicht löslich	schwer löslich	blaue Lösung
3 1/2 „	kaum gefärbt	„	löslich	unlöslich	„ „
8 „	rotstichig-gelb	grauschwarz	unlöslich	„	graublaue Lösung mit Rückstand
16 „	gelb	„	„	„	graublaue Lösung viel Rückstand

Bemerkenswert ist vor allem die graublaue Färbung, die die höheren Kondensationsstufen auf Sodazusatz annehmen, da diese, wie Verf. feststellte, sehr häufig mit Niederschlägen erhalten wird, die aus gerbstoffhaltigen Pflanzenextrakten gewonnen worden sind. Andererseits können aus anthocyanfreien Pflanzenteilen durch Erhitzen mit Salzsäure schwer lösliche rote Stoffe gewonnen werden, die noch Indikatorcharakter nach Art der Anthocyane zeigen. Eine derartige Substanz hat der Verf. in seiner früheren Arbeit aus den Kapselwänden von Aesculus auf Grund einer Angabe Rochleders erhalten und näher charakterisieren können und

konnte neuerdings feststellen, daß die Laubblätter zahlreicher Anthurium-Arten einen ähnlichen Stoff in großer Menge in seiner farblosen, d. h. nicht kondensierten Form enthalten. Die Gattung Anthurium führt Dekker<sup>1)</sup> in seiner Gerbstoffmonographie nicht als gerbstoffhaltig an; jedoch ergaben Versuche des Verf., daß die wässrigen Extrakte aus den Bättern Leimfällung geben. Auf alle Fälle enthalten sie eine in saurer Lösung fast farblose Substanz, die beim Erhitzen mit  $\text{H}_2\text{SO}_4$  oder  $\text{HCl}$  in einigen Minuten tief rot wird und schließlich in roten Flocken ausfällt. Diese sind in Aethyl- und Amylalkohol leicht löslich. Die amyalkoholische Lösung wird beim Auswaschen der Säuren mit Na-Acetat violett und gibt an Soda-lösung die Substanz unter vorübergehend schön blauer Färbung ab, die dann in eine Mißfarbe übergeht; es liegt daher wohl eine Mehrheit von Stoffen vor. Nach Ansäuern wird der rote Farbstoff wiederhergestellt und kann wieder in Amylalkohol überführt werden. Die neutrale aethylalkoholische Lösung liefert mit Pb-Acetat violette Flocken, mit  $\text{FeCl}_3$  schwarzviolette Färbung. Außerdem enthalten die Blätter ein glukosidisches Flavonol und in der Jugend Anthocyanin. Die farblose Substanz scheint entweder eine Anthocyanidinpseudobase oder zum mindesten ein den Anthocyanen nahestehender Gerbstoff zu sein. Infolge ihres reichlichen Auftretens und ihrer sicher nicht schwierigen Reindarstellung mag sie ein günstiges Objekt für chemische Untersuchung abgeben.

Eine Ähnlichkeit zwischen Gerbstoffroten und Anthocyanen besteht auch insofern, als die Stammsubstanzen der Gerbstoffrote sich gegenüber Amylalkohol häufig wie die Anthocyane verhalten. So liefern z. B. die sauren Extrakte aus Epimediumlaubblättern einen amyalkoholischen Auszug, der beim Erhitzen mit  $\text{HCl}$  intensiv rot wird; mittels dreier weiterer Amylalkoholausschüttelungen läßt sich diese Farbstoffvorstufe der wässrigen Schicht vollständig entziehen. Wird nun die auf diese Weise gewaschene wässrige Schicht mit  $\text{HCl}$  erhitzt, so tritt in kurzem eine rote Fällung auf, die quantitativ unter Lösung in Amylalkohol übergeht. Es liegt nahe, die Unterschiede dieser beiden Farbstoffvorstufen auf Verschiedenheiten im

<sup>1)</sup> Dekker. Die Gerbstoffe. Berlin. 1913.



Glukosidcharakter und auf Abspaltung des Zuckers im zweiten Fall zurückzuführen, so daß also die farblosen Vorstufen als Verwandte der Anthocyanine in Form der Pseudobasen anzusehen wären; der Unterschied gegenüber den Anthocyanen liegt darin, daß die Isomerisierung dieser Glukoside im Gegensatz zu den Anthocyaninen erst beim Erhitzen erfolgt. Interessant ist nun, daß schon Willstätter und Nolan<sup>1</sup> bei der Reindarstellung des Cyanins aus Rosen auf eine glukosidische Farbstoffvorstufe gestoßen sind, die sich erst bei längerem Stehenlassen in Säuregegenwart zum Farbstoff umwandelt; sie vermuten, daß es sich hierbei um ein noch unbekanntes, schwieriges, isomerisiertes Anthocyanin handelt. (Vgl. hierzu auch Noack, a. a. O. S. 583.)

»Gerbstoffrote« sind bislang wohl nur als Bestandteile toter Gewebe (Rinde u. a.) bekannt, wobei es sich allerdings wohl nicht um Rote, wie sie im vorigen beschrieben wurde, handeln dürfte. Der Verfasser vermutet nun, in der Blattstielbasis von *Angiopteris evecta* einen genuinen Farbstoff gefunden zu haben, der eine gewisse Ähnlichkeit mit den Farbstoffen besitzt, die er beim Erhitzen gerbstoffhaltiger saurer Pflanzenextrakte erhalten hat: Diese Blattstielbasen enthalten ein parenchymatisches Grundgewebe, in dem zahllose Zellen mit intensiv roten Vakuolen verteilt sind und die dem ganzen Gewebe auf der Schnittfläche ein fleischfarbenes Aussehen verleihen. Trotzdem ist der aus dem Gewebe gewonnene schwefelsaure Extrakt nur leicht gelblich gefärbt; er gibt diesen Stoff an Amylalkohol ab, der dann beim Erhitzen über HCl blaßrot wird. Der rote Farbstoff ist also im Gegensatz zu den Anthocyanen nicht mit verdünnter Säure extrahierbar; er läßt sich jedoch leicht mit heißem Aethylalkohol extrahieren. Die so erhaltene Lösung wird beim Alkalisieren mit Soda grau-blau und auf Säurezusatz wieder rot. Wird die alkoholische Lösung bei Zimmertemperatur eingedampft, so hinterbleibt ein roter Rückstand, der weder in heißem Methyl-, Aethyl- oder Amylalkohol noch in heißem Aceton löslich ist.

Zusammenfassend läßt sich wohl aus dem gesagten der Schluß ziehen, daß eine bestimmte Gruppe von Gerbstoffroten

<sup>1</sup>) Willstätter und Nolan. Liebigs Annalen. 1914. 408, 1.

eine Brücke zwischen den Anthocyanen und den Phloroglucingerbstoffen darstellt in dem Sinne, daß diese beiden Stoffgruppen in Kondensationsprodukte mit ähnlichen Eigenschaften überführt werden können. Ob diese chemische Betrachtungsweise auch auf die Physiologie dieser Substanzen übertragen werden darf, ist eine Frage, die erst durch weitere Vorarbeiten im Gebiet der Gerbstoffchemie erledigt werden kann. Immerhin möchte der Verf. im Gegensatz zu seiner früheren Ansicht die Möglichkeit einer Umwandlung von bestimmten Gerbstoffen in Anthocyane, bzw. Flavonole und auch vielleicht die Möglichkeit des umgekehrten Prozesses nicht in Abrede stellen.

In diesem Zusammenhang mag eine Vermutung Tschirchs<sup>1</sup> erwähnt werden, nach der das Aurantiamarin, der kolloidale Bitterstoff der Bitterorange durch Umlagerung oder Polymerisation aus dem daselbst vorkommenden, den Flavonolen nahestehenden, Hesperidin entstehen würde, einer kristallisierenden Substanz, die mit Aurantiamarin isomer ist. Freudenberg<sup>2</sup> betont andererseits, daß das Verhalten des Hesperidins gegen Säuren an Rotbildung erinnert.

## VII. Zusammenfassung.

### I. Über die Funktion der Anthocyane und Flavonole in grünen Organen.

1. Der Verf. ging von der Ansicht aus, daß die Rolle der Anthocyane in grünen Organen ganz allgemein auf biochemischem Wege, d. h. auf Grund ihrer Entstehung aus Flavonolen erklärt werden kann. Anthocyane und Flavonole unterscheiden sich nach den Untersuchungen Willstätters nur in der Oxydationsstufe derart, daß zu jedem Flavonol ein bestimmtes Anthocyan als hydrierte Stufe gehören muß. Derartige Stoffpaare, die sich nur in der Oxydationsstufe unterscheiden, spielen im Pflanzenreich offenbar eine große Rolle; physiologisch am besten bekannt sind bis jetzt die mit dem Atmungsprozeß verkoppelten »Atmungschromogene« mit den zugehörigen Pigmenten. Es war daher der Schluß berechtigt, daß auch dem System Flavonol-Anthocyan eine Rolle im Stoffwechsel zufällt.

<sup>1</sup>) Tschirch. Handb. d. Pharmakognosie. Leipzig. 1917. II, 2. S. 862.

<sup>2</sup>) Freudenberg. Chemie d. natürl. Gerbstoffe. Berlin. 1920. S. 42.

Ehe jedoch auf diese Funktion näher eingegangen werden konnte, war es nötig, Anhaltspunkte dafür zu gewinnen, daß in vegetativen Organen mit der Fähigkeit der Anthocyanbildung jederzeit ein Flavonol vorhanden ist, das in seiner Konstitution mit dem Anthocyan des betreffenden Organes übereinstimmt. Diese Frage konnte wenigstens insoweit erledigt werden, als sich eine Übereinstimmung im Glukosidcharakter des betreffenden Anthocyans mit einem der in Mehrzahl vorhandenen Flavonole desselben Organs nachweisen ließ und auch die dauernde Anwesenheit dieses Flavonols festgestellt werden konnte; die Frage nach der Übereinstimmung der Aglukone mußte dagegen offen bleiben.

Da die Glukosidnatur zahlreicher Flavonole noch unvollständig erforscht ist, mußte zunächst ein Weg gesucht werden, um auf einfache Weise den Glukosidcharakter eines bestimmten Flavonols zu bestimmen. Für die Anthocyane hat Willstätter gezeigt, daß diese sich je nach ihrer Löslichkeit im Amylalkohol gruppieren lassen in 1. rhamnosefreie Diglukoside, 2. rhamnosehaltige Diglukoside und Monoglukoside, 3. Aglukone.

Der Verfasser konnte nun feststellen, daß die verschiedenen Flavonole die in einem und demselben Organ vorzukommen pflegen, in Amylalkohol eine ganz verschiedene Löslichkeit besitzen, so daß in Anbetracht der nahen Verwandtschaft der Flavonole mit den Anthocyanen aus diesem Verhalten auf eine Übereinstimmung in Glukosidcharakter eines Flavonols mit einem Anthocyan gleicher Amylalkohollöslichkeit geschlossen werden kann.

Ein weiteres Hilfsmittel der Unterscheidung war in der noch nicht bekannten Tatsache gegeben, daß glukosidische Flavonole, in amyalkoholischer Lösung bei Zimmertemperatur hydriert, sofort in Anthocyanfarbsalze übergehen, während zuckerfreie Flavonole hierbei zunächst zu einer farblosen Anthocyanidinpseudobase hydriert werden, die erst bei nachfolgendem Erhitzen ins (rote) Farbsalz übergeht. Dies stimmt mit der gegenüber den glukosidischen Anthocyanen schwierigeren Isomerisierbarkeit der zuckerfreien Anthocyane überein, wie sie Willstätter regelmäßig beobachtet hat.

Mittelst dieser Methoden ließ sich nun zunächst feststellen,



daß in den Pflanzen das Vorkommen rhamnosefreier Flavonoldiglukoside weit verbreitet ist, was um so mehr zu betonen ist, als die bekannten Flavonole allermeist Monoglukoside oder rhamnosehaltige Diglukoside darstellen, soweit sie nicht als Aglukone vorliegen. Diese Tatsache ist für den vorliegenden Zweck deshalb von Bedeutung, weil die Anthocyane in den Pflanzen überaus häufig als rhamnosefreie Diglukoside gegeben sind. Ferner ergab sich, daß ganz allgemein in grünen Organen mit der Fähigkeit der Anthocyanbildung jederzeit ein Flavonol angetroffen werden kann, das in seiner Glukosidstufe mit dem Anthocyan des betreffenden Organs übereinstimmt.

Es ist demnach wohl, auch ohne Kenntnis des Aglukoncharakters, der Schluß berechtigt, daß die in grünen Organen vorhandenen Flavonole auf dem Weg der Hydrierung in die entsprechenden Anthocyane übergehen können, zumal der Verf. in einer früheren Arbeit eine derartige Hydrierung bei der Autolyse von jungen Paeoniasproßachsen im  $O_2$ -freien Raum festgestellt hat und eine solche auch als vitalen Prozeß bei *PolYGONIUM compactum* nachweisen konnte.

2. Die zahlreichen, in der Literatur erwähnten Faktoren, die eine Anthocyanbildung in grünen Organen bedingen, lassen sich unter einen Gesichtspunkt bringen, wenn sie nicht unmittelbar mit der Anthocyanbildung in Beziehung gebracht werden, sondern nur zunächst ihre Wirkung auf den Chlorophyllapparat in Erwägung gezogen wird. Hierbei ergibt sich, daß diesen sämtlichen Faktoren eine assimilationshemmende bzw. chloroplastenschädigende Wirkung zukommt, dies gilt z. B. von der Einwirkung narkotischer Mittel, von Temperaturerniedrigung, N- und P-Entzug usw. Besonders ist hier noch die Anthocyanbildung nach Überschwemmung des Assimilationsgewebes mit Zucker zu erwähnen, da Overton hierbei eine Anthocyan synthese aus dem gebotenen Zucker annimmt. Auch für diesen Fall konnte jedoch der Verf. nachweisen, daß die Wirkung des Zuckerüberschusses in einer durch die Gleichgewichtsstörung bedingten Hemmung der Assimilation gemäß den Befunden von Ewart u. a. beruht: Mit Glukose überschwemmte *Lilium*laubblätter, die unter diesen Umständen im Licht Anthocyan bilden, enthalten, wenn sie kurz vor der

Rötung untersucht werden, nicht mehr Flavonol als frische Kontrollblätter, die davon ganz bedeutende Mengen enthalten; außerdem ist der Flavonolgehalt der im Dunkeln mit Zucker überschwemmten Blätter nicht größer als der frischer Blätter.

Einen exakten Beweis für diese Ansicht sieht der Verf. in der von ihm festgestellten Tatsache gegeben, daß *Lilium*-laubblätter, deren Assimilation lediglich durch  $\text{CO}_2$ -Entzug behindert wird, sich im Lichte ebenfalls rot färben.

Es liegt auf der Hand, die an der intakten Pflanze auftretende Rötung ebenfalls auf eine im Verhältnis zur vorhandenen Belichtung unter dem Normalwert liegende Assimilationsleistung zurückzuführen, soweit die roten Blattvarietäten ausgeschlossen werden und die im Frühjahr und Herbst eintretende Rötung in Frage kommt. Dies drückt sich oft unmittelbar im Mikroskop darin aus, daß das Verschwinden der Rötung im Frühjahr mit der Fertigstellung der Chloroplasten, die Entstehung der Rötung im Herbst mit deren Degeneration zusammenfällt. Besonders ausdrucksvoll ist diese Erscheinung bei der Blattentwicklung zahlreicher tropischer Gewächse, bei denen die Chloroplastenausbildung sehr spät einsetzt und die eine intensive Rotfärbung aufweisen, so lange die Assimilationsleistung noch gering ist. Daß auch in diesem Falle in jedem Entwicklungsstadium der Blätter Flavonole vom Glukosidcharakter des betreffenden Anthocyans vorhanden sind, konnte der Verf. an *Cinnamomum* feststellen.

3. Aus den in den beiden vorigen Abschnitten beschriebenen Tatsachen läßt sich nun betreffs der Funktion der Flavonole und Anthocyane folgender Schluß ziehen:

In normal assimilierenden Zellen ist, abgesehen von wenigen Ausnahmefällen innerhalb der roten Blattvarietäten, keine Anthocyananreicherung auf dem Wege der Hydrierung der jederzeit vorhandenen Flavonole möglich und zwar auf Grund der  $\text{CO}_2$ -Assimilation selbst; mit dieser scheint eine ständige Umwandlung im System Anthocyan-Flavonol verkoppelt zu sein, derart, daß das Gleichgewicht fast vollständig nach der Seite der dehydrierten Stufe, d. h. des Flavonols

verschoben ist. Eine Anreicherung an Anthocyan ist dagegen möglich in normal grünen Zellen mit gehemmter Assimilation, in Zellen zur Zeit der Chloroplastenausbildung oder -zerstörung, ferner in Zellen, die mit dem Assimilationsgewebe in lockerer oder gar keiner Beziehung stehen, z. B. in den Epidermiszellen erwachsener Blätter, die bei roten Blattvarietäten den hauptsächlichlichen Sitz des Anthocyans darstellen, ferner in Gewebepartien über Gefäßbündeln usw.

Damit wird also dem System Flavonol-Anthocyan in dem Reduktionsprozeß der  $\text{CO}_2$ -Assimilation eine Funktion zugesprochen, wie sie für das System Atmungschromogen-Pigment bei dem Oxydationsprozeß der Zuckerveratmung auf Grund der Untersuchungen von Heinr. Wieland als erwiesen angesehen werden kann.

Diese Auffassung schließt natürlich nicht aus, daß dem Anthocyan in vegetativen Organen noch andere, nicht in seiner Genese selbst begründete Funktionen zukommen können.

## II. Anthocyanbildung in Blütenblättern.

Die Untersuchung der Blüten von *Victoria regia* ergab, daß die plötzlich eintretende Rötung der Blüten auch im Dunkeln in normaler Weise erfolgt, und daß dieser Prozeß nicht auf der Hydrierung schon vorhandener Flavonole beruht, da diese erst gleichzeitig mit dem Anthocyan in größerer Menge entstehen. Ein ähnliches Verhalten fand der Verf. früher bei den Blüten von *Cobaea scandens*, deren Anthocyanbildung ebenfalls im Dunkeln vor sich gehen kann. Vermutlich entsteht das Anthocyan in diesen Fällen aus ursprünglicheren Verbindungen. Jedoch sprechen einige an Hydrangeablüten gewonnene Anhaltspunkte für die Möglichkeit, daß bei solchen Blüten, deren Anthocyanausbildung nur im Licht vor sich geht, ebenfalls die Hydrierung eines schon vorhandenen Flavonols vorliegt.

## III. Die Zuckerabspaltung aus Anthocyanen und Flavonolen durch Tannase.

Die Anthocyanine werden von Emulsin nicht angegriffen: wohl aber läßt sich eine Reihe dieser Farbstoffe durch Asper-



gillustannase in Aglukon (Anthocyanidin) und Zucker spalten. Als leicht spaltbar erwiesen sich folgende chemisch reine Anthocyanfarbstoffe: Cyanin, Pelargonin, Malvin, Chrysanthemin; etwas schwerer ist Mekocyanin, der Mohnfarbstoff, spaltbar. Nicht spaltbar ist Violanin; da dieser Farbstoff anormale Verhältnisse in seiner Bindung an Zucker aufweist, scheint der Unterschied an der Spaltbarkeit der verschiedenen Anthocyane von Art und Ort der Zuckerbindung abzuhängen.

Bei der Einwirkung der Tannase auf die spaltbaren Farbstoffe machte sich die Wirkung einer Oxydasenkomponente auf den cyklischen Bestandteil geltend, die durch Zusatz geringer HCl-Mengen ausgeschaltet werden konnte.

Die quantitative Durcharbeitung der Tannasewirkung auf Cyanin ergab unter den gewählten Versuchsbedingungen und unter der Voraussetzung, daß die Reaktion im homogenen System verläuft, das Vorliegen einer monomolekularen Reaktion.

Auch Flavonole können durch Tannase gespalten werden; untersucht wurde das Quercitrin und der rutinhaltige Extrakt der Blätter von *Ruta graveolens*.

Hefe besitzt in Abwesenheit von Zucker die Fähigkeit der Anthocyaninspaltung.

#### IV. Die Beziehungen zwischen Anthocyanen und Gerbstoffen.

Cyanidinchlorid läßt sich durch Erhitzen mit HCl und wenig Formaldehyd zu einer Substanz kondensieren, die ihrem allgemeinen Verhalten nach große Ähnlichkeit mit Substanzen besitzt, die der Verf. als »Gerbstoffrote« aus anthocyaninfreien, gerbstoffhaltigen Pflanzenextrakten gewinnen konnte. Mit diesen stimmt das Kondensationsprodukt aus Cyanidin vor allem in einer Abschwächung des Indikatorcharakters überein.

So läßt sich u. a. aus *Anthurium*blättern ein „Gerbstoffrot“ gewinnen, das mit Soda eine schöne blaue Färbung annimmt.

Es scheint also, wenigstens vom chemischen Standpunkt aus, ein Teil der Gerbstoffrote eine Brücke zwischen den Anthocyanen und den Phloroglucingerbstoffen darzustellen.

Bonn, Botan. Inst. d. Universität. Juni 1921.



## Besprechungen.

### **Czapek, Friedr., Biochemie der Pflanzen.**

2. umgearb. Auflage. Jena. 1921. 8°, IX + 852 S.

Mit vorliegendem Band ist die Biochemie Czapeks in der zweiten, stark vermehrten Auflage abgeschlossen, die letzte Arbeit des inzwischen verstorbenen Verf.s. Der Band führt den Untertitel: Dissimilatorischer Stoffwechsel und behandelt in drei Abschnitten die Atmungsvorgänge, die stickstoffhaltigen Ausscheidungsprodukte und die stickstofffreien zyklischen Kohlenstoffverbindungen. Beigegeben ist ein Sachregister für das Gesamtwerk und ein 76 Seiten starker Nachtrag, der sich naturgemäß zum größten Teil auf den schon 1913 erschienenen ersten Band bezieht.

Die allgemeine Behandlung des Stoffes entspricht der des zweiten Bandes, so daß Ref. auf seine Besprechung dieses Bandes in vorliegender Zeitschrift (1921, 13, 312) verweisen kann.

In der Disposition ergaben sich einige Unebenheiten. So sind einige Gärungsvorgänge, wie Alkohol- und Milchsäuregärung, schon in einem Abschnitt des ersten Bandes, betitelt »Die Saccharide im Stoffwechsel der Pflanzen«, abgehandelt worden und sind nun bei der allgemeinen Besprechung der Atmungsvorgänge ausgefallen. Ein nochmaliges Eingehen auf diesen Gegenstand wäre ohne Schwierigkeit möglich gewesen und hätte den Vorteil gebracht, daß die wichtigen in den letzten Jahren erschienenen Arbeiten Neubergs über die Hefegärung eine ausgiebigere Behandlung hätten erfahren können als es nun im Nachtrag in allzukurzer Weise geschehen ist. Die Gesamtbehandlung der Atmungsvorgänge läßt das Hervortreten eines Leitgedankens, wozu neben den erwähnten Arbeiten Neubergs die Untersuchungen Heinr. Wielands heranzuziehen wären, stark vermissen; infolgedessen stehen die einzelnen Abschnitte, die an sich ein sehr reiches Tatsachenmaterial bringen, ziemlich isoliert nebeneinander.

In den anderen großen Abschnitten des Bandes kommt der Mangel verbindender Darstellungsweise weniger störend zum Ausdruck, da es sich in diesen um die Beschreibung der zahlreichen Verbindungen handelt, über deren Entstehung, Wandlungsfähigkeit und Funktion wir

nur unvollkommen unterrichtet sind und schon zufrieden sein müssen, in der mühevollen Arbeit des Verf.s eine umfassende Zusammenstellung und Beschreibung dieser Stoffe zu besitzen. Ob es sich empfiehlt, alle die Substanzen des Pflanzenkörpers, die nicht zu den Kohlehydraten, Fetten, Eiweißkörpern oder Mineralsalzen gehören, unter den Begriff Ausscheidungsprodukte oder Stoffwechsel-Endprodukte zu bringen, mag dahingestellt bleiben; jedenfalls ist zu betonen, daß diese Bezeichnung in den meisten Fällen mehr die Folge unserer Unkenntnis in der Biochemie dieser Substanzen ist, als daß sie durch tatsächliche Resultate begründet wäre.

Der Hauptwert des gesamten Werkes liegt in dem riesigen Tatsachenmaterial, vom Verf. mit einem bewundernswerten Fleiß zusammengebracht, demgegenüber verschiedene Unrichtigkeiten in einzelnen Angaben nicht schwer ins Gewicht fallen. Diejenigen, die eine abgerundete, »inspirierende« Darstellung der pflanzlichen Biochemie erwarten, kommen nicht auf ihre Rechnung. Hierbei muß aber berücksichtigt werden, daß die Biochemie eine derartige Behandlungsweise gegenwärtig nur in wenigen Einzelgebieten zuläßt und wir dem Verf. Dank wissen müssen, mit allen seinen Kräften ein für den Physiologen unentbehrliches und dringend benötigtes Orientierungswerk geschaffen zu haben, das wohl nicht so bald von anderer Seite überboten werden wird.

Kurt Noack.

### **Molisch, Hans, Mikrochemie der Pflanze.**

Zweite neubearbeitete Auflage. Mit 135 Abb. im Text. G. Fischer, Jena. 1921. 434 S.

Da die ausgezeichnete Mikrochemie der Pflanzen von O. Tunmann wegen des allzufrühen Todes ihres Verf.s aus dem Wettbewerb auf dem Büchermarkt nunmehr ausgeschieden ist, so wird die nicht minder gute Darstellung von Molisch gewiß allseits mit um so größerer Befriedigung aufgenommen werden. War das Buch Tunmanns vor allem für den Pharmazeuten und Chemiker ein Hilfsmittel allerersten Ranges, so wendet sich Molisch besonders an den Pflanzenanatom und bietet eine schätzenswerte Ergänzung zu dem von Strasburger begründeten allbekannten Handbuch. Die vorliegende zweite Auflage der Mikrochemie der Pflanze von Molisch zeigt fast auf jeder Seite die erneute ungemein fleißige und genaue Durcharbeitung des Materials, bringt eine ganze Reihe eigener und fremder Forschungsergebnisse, und die bekannt schönen Abbildungen sind um eine größere Zahl vermehrt worden. Trotzdem ist der Umfang des Buches gegen die erste Auflage nur wenig vergrößert.



Im einzelnen ist dem Ref. das kurze Kapitel über die Untersuchung der Fluoreszenz als bemerkenswert aufgefallen. Fehlschlägen der kritischen Darstellung ist selten, so etwa auf S. 315 bei der Darstellung der Arbeiten von Biedermann über die Wirkung der Speichelasche auf Stärke, wobei zugegeben werden muß, daß es auf Grund der ersten Mitteilungen von Biedermann noch nicht leicht gewesen ist, sich eine richtige Meinung von seinen Ergebnissen zu bilden.

Die Verlagsbuchhandlung hat das Werk in bekannt schöner Weise ausgestattet. Czapek.

**Meyer, Arthur**, Morphologische und physiologische Analyse der Zelle der Pflanzen und Tiere. Grundzüge unseres Wissens über den Bau der Zelle und über dessen Beziehungen zur Leistung der Zelle. Zweiter Teil, erste Lieferung: Die Bewegung des normalen Zytoplasmas, die Metabolie des Zytoplasmas, die alloplasmatischen Gebilde und die Muskelzelle.

G. Fischer, Jena. 1921. 2. Teil, S. 631—792. 69 Abb. im Text.

Bei Erörterung der Bewegung des Zytoplasmas trägt Verf. eine neue Hypothese vor, welche die Erscheinungen der Plasmaströmung und anderer Formen der Plasmabewegung zu erklären ihm geeignet scheint. Er leitet seine Theorie von der Bewegung der Protoplasmanmoleküle her, in der sich diese nach der kinetischen Molekulartheorie dauernd befinden, und nimmt an, daß in der lebenden Zelle irgendwelche — allerdings ihrer Art nach völlig unbekannte, zuerst von Helmholtz (1903) erwogene — Einrichtungen sich befinden, welche der Bewegung aller oder zahlreicher Moleküle dieselbe Richtung geben, so daß ihre Bahnen parallel laufen und sich nicht gegenseitig stören. Für die Theorie spricht der beschleunigende Einfluß, den bekanntermaßen steigende Temperatur auf die Geschwindigkeit der Plasmaströmung hat. Die Kurve, welche diese Strömungsbeschleunigung zur Darstellung bringt, entspricht im wesentlichen derjenigen, die Verf. für die bei steigender Temperatur sich ändernde innere Reibung des Rizinusöles zeichnen konnte — einer Substanz, die annähernd die gleiche Zähigkeit wie das pflanzliche Zytoplasma haben dürfte. —

Als metabolische Veränderungen des Zytoplasmas spricht Verf. die Bildung der Plasmahautschichten an. Besonders eingehend behandelt er die an tierischen Protisten beobachteten plasmatischen Differenzierungen. Nach eigenen Untersuchungen wird der Bau des Spirogyra-Zellenleibes und der an ihm beobachtete Vorgang der Plasmolyse geschildert.

Alloplasmatische Gebilde nennt Verf. diejenigen, welche aus der Organsubstanz der Protoplasten hervorgehen, sich weder durch Teilung vermehren, noch direkt in normale Organsubstanz sich zurückverwandeln können; die alloplasmatischen Gebilde sind reizbar und stets nur einer Funktion dienstbar. Zu dieser Kategorie der Zellenbestandteile rechnet Verf. die echten Geißeln (Volvox, Eubakterien), die Muskel- und die Nervenfibrillen. Verf. wählt zu eingehender Schilderung die Muskelfibrillen, obschon ihre Reizbarkeit noch nicht zwingend bewiesen zu sein scheint, und widmet mit ihrer Behandlung den Hauptteil der vorliegenden Lieferung dem Forschungsgebiet der tierischen Zytologie.

Küster.

**Fitting, H., Jost, L., Schenck, H., Karsten, G.,** Lehrbuch der Botanik für Hochschulen.

Begründet 1894 von Eduard Strasburger, Fritz Noll, Heinrich Schenck, A. F. W. Schimper. 15. Aufl. 1921. Gust. Fischer, Jena. 701 S. 849 z. T. farbige Abb.

Erstaunlich rasch — schon nach zwei Jahren — folgte auf die 14. nunmehr die 15. Auflage, die wiederum in jeder Beziehung gut ausgestattet ist. In gewohnter Weise ist überall nachgebessert und Neues eingefügt. Angenehm fällt besonders der Abschnitt über die Physiologie auf, in welchem den früher (diese Zeitschr., 1919, **II**, 474) von Ref. ausgesprochenen Wünschen weitgehend Rechnung getragen wurde.

Oltmanns.

**Pfeffer, W.,** Osmotische Untersuchungen. Studien zur Zellmechanik.

Zweite unveränderte Auflage. Wilh. Engelmann, Leipzig. 1921.

In dankenswerter Weise hat sich der Verlag entschlossen, diese lange vergriffene grundlegende Arbeit in unveränderter zweiter Auflage, mit einem Geleitwort von Czapek versehen, neu erscheinen zu lassen. Diese klassischen Studien stehen am Eingang unserer ganzen zellphysiologischen Kenntnisse und daß sie nun wieder einem breiteren Kreise zugänglich werden, ist ebenso sehr zu begrüßen, als die damit verbundene nachträgliche Ehrung für den Verf.

Rawitscher.

**Penzig, O.,** Pflanzenteratologie.

Zweite, stark vermehrte Auflage. 1. Bg. 1—10. 2. Bg. 1—10. Gebr. Bornträger, Berlin.

Nach etwa einem Vierteljahrhundert erlebt Penzigs viel benutztes, anerkanntes Nachschlagebuch der »Pflanzenteratologie« eine zweite Auflage. Die Morphologen haben mehr als einen Anlaß, das Erscheinen

des Buches dankbar zu begrüßen: die teratologische Literatur hat sich seit der Ausgabe der ersten Auflage gewaltig gemehrt und eine Neubearbeitung der vom Verf. gelieferten Bibliographie notwendig gemacht; dazu hat inzwischen die Pflanzenteratologie — ehemals eine rein deskriptive Disziplin — durch neu geknüpfte Beziehungen zur Zytologie und (noch neuerdings durch Sperlihs Untersuchungen) Entwicklungsmechanik an allgemeiner Bedeutung mindestens ebensoviel gewonnen als das Interesse am Registrieren formaler Abnormitäten in jüngster Zeit zurückgegangen zu sein scheint.

Die Stoffanordnung, die Verf. seinem Werk gegeben hat, entspricht der der ersten Auflage. Die erste Lieferung des ersten Bandes bringt nach einer Erklärung der wichtigsten Kunstausrücke das Literaturverzeichnis (zunächst von A bis L). Der zweite Band beginnt mit den Ranunculaceen und anderen Choripetalen die systematische Besprechung der Familien nach morphologischen und teratologischen Gesichtspunkten. Der Charakter dieses Teiles ist von der ersten Auflage her bekannt.

Verf. spricht in einem Vorwort die Hoffnung aus, noch im Jahre 1921 das ganze Werk abgeschlossen sehen zu können. Da diese Erwartungen sich nicht verwirklicht haben, schien es geboten, zunächst auf das Erscheinen der beiden ersten Lieferungen hinzuweisen: auf die übrigen wird bei späterer Gelegenheit zurückzukommen sein. Küster.

### **Sorauer, P., Handbuch der Pflanzenkrankheiten.**

Vierte, vollständig neu bearbeitete Auflage, erster Band: »Die nichtparasitären Krankheiten«, bearbeitet von Prof. Dr. P. Graebner. P. Parey, Berlin. 1921.

Der nunmehr vorliegende erste Band der vierten Auflage des Sorauer ist von seinem Herausgeber tiefgreifend umgearbeitet worden und man kann wohl sagen, daß damit der Zweck, den äußerst umfangreichen Stoff übersichtlicher anzuordnen, auch erreicht worden ist. Die neuerschienene Literatur scheint Ref. trotz den erschwerten Umständen gut berücksichtigt; zahlreiche, z. T. recht instruktive Abbildungen sind neu hinzugekommen. Zu beklagen, besonders im Interesse der Preisgestaltung, ist, daß das Werk an Umfang noch zugenommen hat. Seine Aufgabe wird es auch weiterhin gut erfüllen. Rawitscher.

### **Karsten und Schenk, Vegetationsbilder.**

13. Reihe, Lieferung 7 u. 8. Gust. Fischer, Jena. 1920—1921.

Trotz der schlechten Zeiten haben Verleger und Herausgeber eine Weiterführung dieses überaus nützlichen Unternehmens bewerkstelligt. Es wäre auch sehr zu bedauern gewesen, wenn das Werk, das für den



pflanzengeographischen Unterricht wie auch für die eigene Belehrung unentbehrlich ist, Schaden gelitten hätte.

Zunächst gibt Uphof in Lieferung 7 sehr interessante Waldbilder aus dem Staate Washington. Reproduziert sind auf Tafel 37: Wald von *Thuja plicata* in den Olympic Mountains. Tafel 38: Wald von *Larix occidentalis* im Kaskaden-Gebirge. Tafel 39: Gemischter Wald von *Pseudotsuga Douglasi*, *Picea Engelmanni*, *Abies lasiocarpa* und *Picea contorta* am Mount Rainier. Tafel 40: Gemischter Bestand von *Abies grandis*, *Picea sitchensis* und *Pseudotsuga Douglasi* im Kaskaden-Gebirge. Tafel 41: Wald von *Pinus ponderosa*. Gebiet des Kolumbia-Flusses. Tafel 42: Ein Bestand von *Pseudotsuga Douglasi*, *Abies amabilis*, *Tsuga heterophylla* und *Taxus brevifolia* im Kaskaden-Gebirge.

Lieferung 8 enthält vom gleichen Verf. Vegetationsbilder aus dem Staate Michigan und zwar auf Tafel 43: Gemischter Laubwald bei Jackson, Staat Michigan. Tafel 44: Mischwald bei Lansing, Staat Michigan. Tafel 45 A: Gemischter junger Laubwald bei Mason, Staat Michigan. B: *Pinus Strobus*-Wald am Higgins-See, Michigan. Tafel 46 A: *Pinus resinosa* am Michigan-See. B: *Tsuga canadensis* am Huron-See. Tafel 47: *Sarracenia purpurea* in einem Sumpfwald bei Lansing. Tafel 48: Sandhügel am Michigan-See mit *Ammophila arenaria* und *Salix glaucophylla*.

Oltmanns.

### Die Veröffentlichungen der Verlagsbuchhandlung Gustav Fischer in Jena während der Jahre 1914—1919.

Neunter Nachtrag zum Hauptkatalog von 1897. Jena. Dezember 1920.

1. Selbständige Werke.
2. Beiträge und Aufsätze in Zeitschriften.

Diese Zusammenstellung zeigt, daß auch während des Krieges in der Wissenschaft rastlos weiter gearbeitet wurde und daß der deutsche Buchhandel nicht tatenlos blieb. Was im obigen Verlag in jener Zeit erschien, ist hier leicht zu finden.

Oltmanns.

### Wisselingh, C. von, Untersuchungen über Osmose.

Flora. 1920. 13, 359—420.

Die Samen der Lythraceen zeigen bekanntlich die sonderbare Erscheinung, daß sie, zunächst glatt erscheinend, nach kurzem (z. B. 1 stündigem) Liegen in Wasser von einem dichten Filz von Haaren bedeckt sind. Diese, zunächst in das Lumen der Epidermiszellen hineinragenden, an deren Außenwand befestigten inneren Haare treten nämlich bei Befeuchtung, sich umstülpend und erheblich verlängernd,

plötzlich nach außen. Köhne und auf Grund eingehender Untersuchungen besonders Correns (1892) und Grütter (1893) erklärten die Erscheinung durch den rein physikalischen Quellungsvorgang einer toten organischen Substanz in den Epidermiszellen, zu welchem die Quellung einer analogen »Füllmasse« der Haare selbst beitragen sollte. Lebendes Plasma wurde weder in den Epidermiszellen, noch in den Haaren gefunden und die Erscheinung ging auch in siedendem Wasser vor sich. Der Verf. kam zu anderen Resultaten. Er beschreibt zunächst genau den komplizierten Aufbau der Zellwandung im Haar und der Epidermiszelle aus verholzten, verkorkten und Zelluloselamellen. Eine Plasmaschicht hat auch er »ohne Reagentien« nicht finden können. Durch hypertonsche Lösungen wurde niemals Plasmolyse erhalten! In 50proz. KOH jedoch zog sich das »Plasmaschichtchen« mehr oder weniger zusammen. Die Ausstülpung soll nun nach dem Verf. durch eine an das Leben dieser Plasmaschicht gebundene osmotische Wirkung zustande kommen, deren Nachweis dem Ref. nicht sehr überzeugend erscheint. So ist auffällig, welche Schwierigkeiten die Abtötung dieser »Protoplasten« macht: Samen, trocken auf 120° 1 Stunde erwärmt, zeigen völlig normale Ausstülpung, erst bei 150° ist die Erscheinung nicht mehr normal! Erhitzen auf 110° in 25proz. oder 60proz. Zuckerlösung ( $\frac{1}{2}$  Stunde), tagelanges Liegen in Alkohol, 2,7° Sublimat verhindert nicht bei nachfolgender Wasserbehandlung die Erscheinung, sondern erst höhere Temperaturen, längere Einwirkung, stärkere Konzentrationen! Bemerkenswert ist allerdings, daß 70° Alkohol in 2—3 Tagen schädlicher ist, als 12—14 tägige Wirkung von Alkohol abs. Verf. untersucht nun eine große Zahl von Stoffen in verschieden starken Lösungen, und findet nur, wenn dieselben »hypotonisch« sind und langsam oder gar nicht permeieren, Ausstülpung. Er bestimmt danach mit überraschender Genauigkeit Molekulargewichte und Dissoziationsgrade. Bezüglich der Permeabilität ist bemerkenswert, daß Äthylalkohol, Antipyrin und Harnstoff schnell, Glyzerin langsam, Oxalsäure schnell, Weinsäure langsamer eindringen. NaCl und KNO<sub>3</sub> werden rascher als Rohrzucker aufgenommen.

Die Angaben des Verf.s sind sehr interessant, und verdienen eine eingehende Nachprüfung und Erweiterung von anderer Seite. Wie bereits kurz erwähnt, hat der Nachweis lebenden Plasmas den Ref. nicht überzeugt. Leider diskutiert der Verf. nicht einmal die Möglichkeit, daß die interessanten Erscheinungen durch die eigenartig gebaute Zellhaut bedingt sein könnten. Die einschlägige bekannte Literatur über Getreidefrüchte wird nicht erwähnt. Es läge durchaus im Bereiche der Möglichkeit, daß alle diese Erscheinungen in toten

Zellen bei entsprechender Semipermeabilität der Zellhaut zustande kämen, und dann wäre der Fall noch weit interessanter. Die genannten Behandlungen, die das Plasma töten sollen, könnten doch auch verändernd auf den Schleim oder die Wand eingewirkt haben! Das Vorhandensein von Schleim, auf dessen Quellung Correns und Grütter die Ausstülpungen zurückgeführt hatten, wird vom Verf. nur für das Haar-, nicht aber für das Epidermiszellinnere bestritten.

Ruhland.

**Osterhout, W. J. V.,** Antagonism between alcaloids and salts in relation to permeability.

Journ. of gen. Phys. 1919. 1, 515—519.

Der Verf. untersuchte nach seiner bekannten Methode, die auf Messungen der elektrischen Leitfähigkeit von Gewebstücken beruht und freilich nicht einwandsfrei ist, die Wirkung von Gemischen aus NaCl und Alkaloiden (Nikotin, Koffein und Cevadin) auf die Permeabilität von Laminariastücken. Er findet, daß die Alkaloide, ähnlich wie CaCl, antagonistisch gegenüber NaCl wirken. Letzteres erhöht die Durchlässigkeit, welche von den zugefügten Alkaloiden wieder herabgedrückt wird. Das wird an mehreren Kurven veranschaulicht.

Ruhland.

**Osterhout, W. J. V.,** Decrease of permeability and antagonistic effects caused by bile salts.

Journ. of gen. Phys. 1919. 1, 405—408.

Den zahlreichen Stoffen, welche die Durchlässigkeit der Protoplasten erhöhen, stehen nur verhältnismäßig wenige gegenüber, welche die entgegengesetzte Wirkung ausüben. Zu diesen gehören die Gallensalze. Bei kombinierter Darbietung von NaCl, das zu ersterer Gruppe gehört, und von taurocholsaurem Na zeigte sich in den nach obiger Methode angestellten Versuchen des Verf.s eine stark antagonistische Wirkung beider. Es erscheint deshalb möglich, daß antagonistische Wirkungen bei Kenntnis der Wirkungen reiner Substanzen auf die Permeabilität vorausgesagt werden können.

Ruhland.

**Seifriz, William,** Observations on some physical properties of protoplasm by aid of microdissection.

Ann. of Bot. 1921. 35, 269—296.

Der Verf. bemühte sich, durch direkte Beobachtungen etwas Sicheres über die seit Mohl, Pfeffer und de Vries wegen ihrer diosmotischen Bedeutung soviel theoretisch diskutierte Plasmahaut zu ermitteln. Er bediente sich dazu der von Chambers (Biol. Bull., 1918, 4, 121,



Transact. Royal Soc. Canada, 12, 41 u. a. a. O.) zuerst benutzten »Mikrodissektion«, die mit einem, dem Barberschen ähnlichen Pipettenhalter arbeitet, wobei zwei mechanisch gehaltene in drei Richtungen bewegliche Glasnadeln mit sehr scharfen und starren Spitzen zur Zerschneidung des Materials gebraucht werden. So wurde in kriechende Myxomyzetenplasmodien hineingestochen, und die Nadel dann so bewegt, daß künstliche Pseudopodien entstanden. Ähnliche Versuche wurden mit Amöbe, Eiern von Fucus, ausgetretenem Plasma von Rhizopus, Vaucheria usw. gemacht. Auch die »Vakuolenhaut« und die Kernmembran (Amöbe) wurden derartig behandelt. Besonders letztere ließ sich an »degenerierten« Kernen lang ausziehen und von der übrigen Kernsubstanz abheben. Die mit vielen Einzelheiten genau beschriebenen Beobachtungen und theoretischen Betrachtungen lassen sich in Kürze nicht referieren. Der Verf. glaubt, so direkt eine differenzierte, hautartige Oberflächenschicht überall am Plasma nachgewiesen zu haben, die zwar an sich auch Plasma ist, aber als Gel durch besondere Viskosität ausgezeichnet ist, wenngleich sie leicht in den flüssigen Solzustand zurückkehrt. Mit Ausnahme einiger Fälle extremer »Flüssigkeit« des Plasmas sieht Verf. in der Fähigkeit, meist augenblicklich eine »Oberflächenhaut« zu bilden, eine der charakteristischsten Eigenschaften der lebenden Substanz. Ref. ist von diesen Ausführungen nicht sehr überzeugt. Eine abhebbare Haut wurde nur an »degeneriertem« Material beobachtet, am lebendem ließ sie sich, obwohl sie vom »Ektoplast« ziemlich scharf sich abgrenzen soll, begreiflicherweise in dieser Art nicht isolieren. Die Verwendung der Termini »Gel« und »Sol« scheint ihm nicht motiviert, und die auf die Plasmahaut bezügliche Dickenangabe (etwa  $0,1 \mu$ ) schwebt wohl in der Luft. Es bleibt also wohl dabei, daß es sich lediglich um das Oberflächenspannungshäutchen eines kolloiden Systems handelt, das sich gemäß dem bekannten Gibbsschen Theorem in chemischer Zusammensetzung und physikalischer Beschaffenheit vom inneren Plasma in im einzelnen nicht bekannter Weise unterscheiden muß. Im Schlußteil seiner Arbeit behandelt Verf. noch die Unmischbarkeit des mit Wasser, nur bei extremer Flüssigkeit und im »desorganisierten« Zustand soll Mischbarkeit zu beobachten sein. Die Absorption und Zurückhaltung von Wasser wird auf Imbibition zurückgeführt. Ruhland.

**Osterhout, W. J. V.,** A comparison of permeability in plants and animal cells.

Journ. of gen. Phys. 1919. 1, 409—413.

Mit Hilfe der gleichen Methode der elektrischen Leitfähigkeitsbestimmung verglich Verf. Laminariastücke und die lebende, von ge-

köpften Fröschen angezogene Haut, die in Stücken zwischen Hartgummistücken ausgespannt wurde. Die Stücke wurden zur Kontrolle in ein isotonisches Gemisch von Seewasser + 4 Volumina destilliertes Wasser gebracht, doch waren die Messungen am Frosch weniger genau, indem der Widerstand nicht konstant blieb. Immerhin ließ sich eine weitgehende Parallelität zwischen beiden Objekten nachweisen: So verursachte eine mit dem oben genannten Seewassergemisch isotonische  $\text{CaCl}_2$ -Lösung von gleichem elektrischen Widerstand (etwa 0,056 GM) eine rasche Erhöhung des Widerstandes um 40 % der Kontrolle,  $\text{La}(\text{NO}_3)_3$  eine ebensolche bis 90 %, und  $\text{MgCl}_2$  auf 10 %; bei *Laminaria* ergaben sich die gleichen Wirkungen.  $\text{NaCl}$  und  $\text{KCl}$  wirkten bei beiden verringernd auf den Widerstand, auch der Antagonismus von  $\text{Na}$  und  $\text{CaCl}_2$  fand sich beim Frosch wieder. Weitere Vergleichen beziehen sich auf die Wirkung von Anästheticis und auf das Absterben. Verf. schließt, daß die beobachteten Erscheinungen in fundamentalen Eigenschaften der lebenden Substanz begründet sein müssen. Ruhland.

**Osterhout, W. J. V.,** A comparative study of permeability in plants.

Journ. of gen. Phys. 1919. 1, 299—304.

Der Verf., der bisher meist nur *Laminaria*-Stücke nach seiner Leitfähigkeitsmethode auf Permeabilität untersucht hatte, dehnt in obiger Abhandlung seine Studien auf *Rhodymenia palmata*, *Ulva rigida* und *Zostera marina* aus. Von ersterer Alge wurden Scheiben von 13 mm Durchmesser mit dem Korkbohrer gestanzt und zu einem Zylinder zusammengepackt, dessen Leitfähigkeit untersucht wurde. Von *Ulva* wurden Stücke ausgeschnitten und zwischen Hartgummi bzw. Zelloidinscheiben eingespannt. Von *Zostera* wurden solche Blätter ausgewählt, welche »möglichst wenig Gas in ihren Interzellularen« hatten, in denen dann »der Betrag und die Lage des Gases während des Versuches unverändert zu bleiben schien«. Manche Blattstücke wurden nach Art der *Ulva*, andere nach einer etwas abweichenden Methode zum Versuch angeordnet. Alle bei *Laminaria* beobachteten Permeabilitätsveränderungen (Erhöhung des Widerstandes durch  $\text{CaCl}_2$ ,  $\text{BaCl}_2$ ,  $\text{SrCl}_2$ ,  $\text{MnCl}_2$ ,  $\text{NiCl}_2$ , Alaun,  $\text{Ce}(\text{NO}_3)_3$  und  $\text{La}(\text{NO}_3)_3$ , Äther) und antagonistischen Wirkungen der Stoffe verschiedener Klassen wurden auch an den neuen Versuchsobjekten wiedergefunden. Ruhland.

**Crozier, W. J.,** Intracellular Acidity in *Valonia*.

Journ. of gen. Phys. 1919. 1, 581—583.

Verf. untersuchte nach der Chambersschen Methode der »Mikrodissektion« (vgl. oben) die Zellen von *Valonia macrophysa* auf ihre

Zellsaftreaktion. Soweit Ref. aus der überaus knappen Darstellung entnehmen kann, wurden ausgewählte Zellen kurz gewaschen, getrocknet, mit Glasnadeln angestochen und der ausgeflossene Zellsaft in Pufferlösungen mit verschiedenen Indikatoren geprüft. Da der  $\text{CO}_2$ -Gehalt in den Zellen beträchtlich hoch ist, so ist klar, wie tiefgreifend sich die Reaktion während der Operation verändern müßte, wenn dabei  $\text{CO}_2$  entweichen könnte. Doch hat Verf. nach einer Andeutung hierauf Rücksicht genommen. Unabhängig von der äußeren Temperatur (Jahreszeiten), der Beleuchtung und den Schwankungen in der Alkalinität des Seewassers ( $\text{P}_\text{H} = 8,07$  bis  $8,3$ ) betrug die Reaktion  $\text{P}_\text{H} = 5,9 - 6,0$  (vereinzelte Schwankungen zwischen  $5,0 - 6,7$ ), und dies auch in Aquarien, wo durch photosynthetische  $\text{CO}_2$ -Absorption die Alkalinität bis  $\text{P}_\text{H} = 9,5$  stieg; Verdunkelungen und andere Einwirkungen vermochten sie auch nicht zu verändern, so lange die Zellen unbeschädigt blieben.

Ruhland.

**Knudson, L., and Ginsburg, S., Suggestions with respect to the measurement of osmotic pressure.**

Amer. Journ. of Bot. 1921. 8, 164—170.

Während, namentlich von amerikanischer Seite, zahlreiche Angaben über die Technik und Brauchbarkeit derjenigen kryoskopischen Methode zur Messung des osmotischen Drucks vorliegen, bei welcher der Gefrierpunkt des unmittelbar ausgepreßten Saftes bestimmt wird, ist die, z. B. von Dixon und Atkins empfohlene Methode, vor der Auspressung das Gewebe gefrieren zu lassen, und die Auspressung selbst nur wenig behandelt worden. Dixon und Atkins verwendeten flüssige Luft, andere haben dies für überflüssig erklärt. Harvey indessen erhielt je nach der verwendeten Temperatur ziemlich verschiedene Gefrierpunkte (mit Kohlblättern, wenn gefroren bei  $-5^\circ$  Gefrierpunkt  $-1,160^\circ$ , bei flüssiger Luft  $-1,822^\circ$ , bei fester Kohlensäure  $-1,630^\circ$ ). Auch schienen Vergleichen der kryoskopisch und plasmolytisch gefundenen Werte erwünscht. Die Verf. beschränkten sich auf die Untersuchung zweier, unter möglichst gleichen Bedingungen kultivierter Beispiele: *Zebrina pendula* und *Iresine Herbstii*; von ersterer wurden die pigmentierten Zellen der unteren Blattepidermis, von letzterer die gleichfalls pigmentierten Mesophyllzellen, durch Kalziumchlorid (wegen dessen von Osterhout u. a. dargetaner, die Permeabilität herabsetzender Wirkung) und Rohrzucker in gewichtsnormalen Lösungen plasmolysiert ohne Korrektur für die Wandverkürzung, aber sonst mit allen Kautelen. Zur kryoskopischen Untersuchung wurden 50 g frischer Blätter mit Salz-Eismischung oder mit flüssiger Luft 1 Stunde lang be-



handelt und dann in besonderen Stahlzylindern mit Stahlstempeln mit einer für die Materialprüfung des College of Engineering der Cornell University bestimmten Einrichtung, welche genau bekannte Drucke (es wurden solche von 10000 und 50000 Pfund verwendet) anzuwenden gestattete, ausgepreßt. Die Bestimmung des Gefrierpunktes geschah im Beckmann-Apparat nach Unterkühlung auf  $-1^{\circ}$ , und Impfung mit Reifkristallen durch eine Platinnadel. Es ergaben sich nur kleine Unterschiede, je nachdem Kältemischung oder flüssige Luft verwendet worden war, dagegen recht erhebliche zwischen den plasmolytisch erhaltenen Werten einerseits und den kryoskopischen andererseits, von denen die ersteren bis über 1 Atm. kleiner waren. Die 50000 Pfund-Drucke ergaben konzentriertere Säfte als die mit 10000 Pfund ausgepreßten.

Ruhland.

### Osterhout, W. J. V. und andere, Comparative studies on respiration.

Journ. of gen. Phys. 1918—1920. 1—3.

Verf. hat mit einer Reihe von Schülern, welche im einzelnen über ihre Resultate berichten, mit Hilfe der im Referat auf S. 89 beschriebenen sowie mit der dort ebenfalls erwähnten, ähnlichen Haasschen Methode vergleichende Versuche über die Atmung verschiedener Organismen (Bakterien, höherer Pilze, Algen und Phanerogamen) angestellt, und dabei besonders die Wirkung von Anästheticis untersucht. Der Serie von Einzeluntersuchungen geht eine Einleitung (Introduktion, 1918, S. 172 bis 179) von Osterhout selbst voran, in welcher die Einzelheiten und Vorsichtsmaßregeln bei den Messungen besprochen werden, wie sie auch in der Arbeit von Osterhout und Haas »On the dynamics of Photosynthesis«<sup>1</sup> (Journ. of gen. Physiol., 1918, I, 1) dargelegt sind. Die Hauptresultate aller dieser sich über die genannten Organismengruppen erstreckenden Untersuchungen sind kurz zusammengefaßt. Es ergab sich, falls die Anästhetica in genügender Konzentration, um überhaupt eine Wirkung auszuüben, anwesend sind, alle untersuchten Pflanzen zunächst ein Ansteigen des Atmungsbetrages erkennen lassen, auf welches dann ein Abfall folgt. Diese stets auch in Zeitkurven dargestellten Ergebnisse widersprechen also der bekannten Verwornschen Theorie, nach welcher die Anästhesie eine Art Asphyxie sein soll, d. h. eine Abnahme und Stockung der Atmung bedingen müßte. Auch an Tieren konnte die Theorie nicht bestätigt werden. Auch bei ihnen erfolgt das Ansteigen der Atmung, allerdings nur bei höheren Konzentrationen der Anästhetica, und es geht ihm ein Abfall voraus, der

<sup>1</sup>) Ref. in der nächsten Nummer.

nicht ganz der Erniedrigung des Tonus oder der Aktivität der Muskeln entspricht.

Von den Einzeluntersuchungen seien hier ganz kurz die wichtigsten Ergebnisse hervorgehoben. Mit *Bacillus subtilis* beschäftigt sich zunächst M. Moldenhauer Brooks (III, 1918, 1, 194—201), und zwar mit der Wirkung des Äthers. Alle angewandten Konzentrationen, von 0,037—7,3 %, ergaben eine beträchtliche Erhöhung der Atmung, auf welche nach einigen Minuten ein Abfall unter den normalen Betrag folgte. Bei 7,3 % erfolgt zunächst eine bis auf das 50fache der normalen steigende Abgabe von  $\text{CO}_2$ , welche bei Zugabe von 0,85 % NaCl unterbleibt, so daß also eine antagonistische Wirkung zwischen Äther und NaCl besteht. In niedrigen Konzentrationen (0,037—1,1 %) und in hohen (3,65—7,3 %) ist eine Giftwirkung des Äthers bemerkbar, während mittlere Konzentrationen stimulierend auf das Wachstum wirken. Dieselbe Verf.n (X, 1920, 2, 331—336) findet dann noch einen ähnlichen sehr ausgesprochenen Antagonismus zwischen  $\text{MgCl}_2$  und NaCl (und einen sehr schwachen zwischen  $\text{MgCl}_2$  und  $\text{CaCl}_2$ ), wobei  $\text{MgCl}_2$  gleichsam die Rolle des Äthers spielt. Eine  $\text{MgCl}_2$ -Lösung von etwa 0,03 M (schwächere Konzentrationen wirken wenig) erhöht die Atmung von *B. subtilis*, während höhere sie herabsetzen. Ähnlich (VIII, 1919, 2, 4—15) liegen die Verhältnisse für NaCl, KCl und  $\text{CaCl}_2$ , welche in den bezüglichen Konzentrationen von 0,15, 0,2 und 0,05 M die Atmung etwas erhöhen, in höheren Konzentrationen erniedrigen. In Mischungen ist ein starker Antagonismus zwischen NaCl und  $\text{CaCl}_2$ , sowie zwischen KCl und  $\text{CaCl}_2$  zu konstatieren, während dieser zwischen NaCl und KCl nur schwach ist. Nicht nur bivalente, sondern auch trivalente Kationen erwiesen sich gegen das monovalente Na nach derselben Verf.n (XIV, 1921, 3, 337—342) als antagonistisch, wofür als Beispiel  $\text{La}(\text{NO}_3)_3$  herangezogen wird. Konzentrationen dieses Stoffes bis 0,000025 M beeinflussen die Atmung des *B. subtilis* wenig, bei 0,000006 M steigt sie, bei höheren nimmt sie ab. Zur Ausübung der stärksten antagonistischen Wirkung genügen schon 0,2 Teile  $\text{La}(\text{NO}_3)_3$  auf 99,8 Teile NaCl. Der Antagonismus zwischen  $\text{La}(\text{NO}_3)_3$  und  $\text{CaCl}_2$  ist nur gering.

Bezüglich einer Erhöhung der Atmung tritt das Natriumtaurocholat (0,0000125 M), wie dieselbe Verf.n noch an *B. subtilis* zeigt (XVI 1921, 3, 527—532), den genannten Stoffen zur Seite, NaCl wirkt antagonistisch, wie Osterhout bereits an Permeabilitätsversuchen mit *Laminaria* nachgewiesen hatte. Saponinlösungen verändern die Atmung in niederen Konzentrationen nicht, von 0,00005—0,001 M setzen sie sie herab, eine anfängliche Erhöhung wurde nicht gefunden.

Unter den Versuchen mit höheren Pflanzen seien die von Helen Stillwell Thomas über Weizen herausgegriffen (IV, 1918, 1, 203—207). Die bisherigen Angaben über die Wirkung des Äthers auf die Atmung höherer Pflanzen waren schwankend; da, wo man eine Abnahme konstatieren zu können glaubte, fehlt die Zeitkurve. Die zuvor eingequellten Samen zeigten bei 18—20° C in 7,3 Vol. % Äther (in 8—9 Minuten) ein unmittelbares Anwachsen der Atmung um 106% der normalen; es folgte ein Abfall, der den Normalbetrag in 43 Minuten erreichte und in 90 Minuten bis auf 60% desselben herabgegangen war. Bei nachfolgenden Keimversuchen zeigte sich, daß nur bei Narkose unter 30 Minuten Dauer nachfolgende Keimung stattfand, bei solchen bis 8 Minuten war eine in rascherem Wachstum zutage tretende Stimulation zu konstatieren. Bei 3,65% Äther war die Beeinflussung der Atmung prinzipiell dieselbe, nachfolgende Keimung war noch bei 12stündiger Exposition zu erzielen.

Analoge Untersuchungen mit *Aspergillus niger* (F. G. Gustafson, II, 1918, 1, 181—191) ergaben ganz ähnliche Resultate. Formaldehyd, Äther, Azeton ergaben, wenn in genügender Konzentration, um überhaupt eine Wirkung auszuüben, vorhanden, in den ersten Minuten eine Erhöhung, darauf eine Abnahme der Atmung. Für 7,3% Äther wurde festgestellt, daß nur der erste Teil der Reaktion reversibel ist, während des Atmungsabfalles dagegen bereits eine Schädigung des Pilzes stattgefunden hat. Koffein in gesättigter Lösung schließt sich den genannten Substanzen an, während es in 0,5proz. Lösung lediglich einen Abfall hervorruft. Wie die genannten Anästhetica wirken NaCl und CaCl<sub>2</sub>, stärkere Lösungen als 2 M NaCl und 1,25 CaCl<sub>2</sub> setzen lediglich die Atmung herab, wobei es sich um eine osmotische Wirkung handeln dürfte. Auch die antagonistischen Wirkungen zwischen beiden Salzen zeigten sich hier wieder. (F. G. Gustafson, IX, 1919, 2, 17—24.)

Mit der gleichen Apparatur wurden dann noch einige Nebenfragen behandelt. So stellt O. L. Inman (XVI, 1921, 3, 533—537) fest, daß stark hypertonisches Seewasser die Atmung von *Laminaria Agardhii* rapide herabdrückt und stark hypotonisches dasselbe weniger plötzlich bewirkt. Hypertonische Lösungen von NaCl und CaCl<sub>2</sub>, sowie Gemische beider im Verhältnis 50:1 setzen die Atmung von Weizenkeimlingen herab. Recht bemerkenswert erscheinen weiter dem Ref. die Ergebnisse des schon oben genannten Gustafson (XI, 1920, 2, 617—626) über die Wirkung der H-Ionen-Konzentration auf die Atmung von *Penicillium chrysogenum*. Er findet, daß innerhalb der Grenzen von  $4 < P_H < 8$  die Atmung praktisch dieselbe wie bei Neutralität bleibt. Wächst  $P_H$



auf 8,80, so fällt sie auf 60% der normalen und bleibt während der Versuchsdauer (etwa 80 Minuten) konstant. Nimmt  $P_H$  bis 2,65 ab, so steigt sie allmählich, um ebenso wieder zum normalen Betrage zurückzukehren. In den außerordentlich stark alkalischen Lösungen von  $1,10 < P_H < 1,95$  steigt sie vorübergehend um 20%, um darauf ebenso tief unter den Normalbetrag zu sinken. Die erstaunliche Widerstandsfähigkeit des Pilzes zeigt sich darin, daß nur die Herabdrückung der Atmung durch Lösungen von  $P_H \leq 1,95$  irreversibel ist, während der gleiche Abfall, verursacht durch  $P_H = 8,80$  reversibel ist, indem die Atmung des in neutrale Lösung zurückgebrachten Materials wieder den gewöhnlichen Betrag zeigt. Der Verf. untersuchte auch die Sauerstoffaufnahme (mit Hilfe der Winklerschen Methode), und fand, daß sie in sauren Lösungen wächst, in alkalischen abnimmt. Im sauren Medium ist danach die Zunahme des Sauerstoffverbrauches größer als die Zunahme der  $CO_2$ -Bildung, während im alkalischen beide ungefähr dieselben sind.

Ruhland.

### Osterhout, W. J. V., A method of studying respiration.

Journ. of gen. Phys. 1918. 1, 17—22.

Wenn man zu einer Flüssigkeit, in welcher durch die Tätigkeit von Organismen der  $CO_2$ -Gehalt ab- oder zunimmt, einen unschädlichen Indikator zugesetzt hat, so kann man durch Vergleich mit Standardlösungen nach der Methode von Sørensen, also durch Messen der H-Ionen-Konzentration diese Änderungen bestimmen. Darauf begründeten Osterhout und Haas eine Methode, um den Gang der Photosynthese zu verfolgen, und Haas eine ebensolche, zum Studium der Atmung von Wasserorganismen (Science, 1916, 44, 105). Diese Methode hat aber gewisse Nachteile, da sie nicht gestattet, die Wirkung von ausgesprochen alkalisch oder sauer reagierenden Stoffen auf die Atmung zu verfolgen, sie ist ferner beschränkt auf Wasserorganismen, und auch für diese nur dann brauchbar, wenn diese keine gefärbten Stoffe, Säuren usw. abgeben.

Verf. beschreibt nun eine Versuchsanstellung, bei welcher diese Einschränkungen dadurch wegfallen, daß die atmenden Organismen und die Indikatorlösung (Phenolsulfonphthalein) sich in verschiedenen Gefäßen befinden. Die abgegebene  $CO_2$  wird dabei durch eine Ventilationsvorrichtung aus dem Atmungsgefäß in die Indikatorlösung restlos eingebracht. Der einfache Apparat kann auch für Assimilationsversuche benutzt werden.

Ruhland.

**Langdon, S. C., and Gailey, W. R., Carbon Monoxyde a Respiration-Product of Nereocystis Luetkeana.**

Bot. Gazette. 1920. 70, 230—238.

Die Analyse des in den Pneumatocysten des Tangs *Nereocystis Luetkeana* befindlichen Gasmisches ergab durchschnittlich 4% CO neben 15—25% O<sub>2</sub> und als Rest N<sub>2</sub>. CO<sub>2</sub>, H<sub>2</sub> und Kohlenwasserstoffe fehlten. Der Nachweis des CO wurde nicht nur auf chemischem, sondern auch auf physiologischem Wege erbracht. Ersetzt man das Gasmisch durch Luft und verschließt die Pneumatocysten, so bildet sich nach kurzer Zeit in zunehmender Menge CO, die Sauerstoffmenge nimmt gleichzeitig ab; außerdem treten geringe Mengen CO<sub>2</sub> auf, deren Entstehen die Verff. auf Fäulnisvorgänge zurückführen, die in der unverletzten Pflanze fehlen. Da das Gas auch im Dunkeln entsteht, kann seine Bildung nicht mit der Photosynthese zusammenhängen. Bei Abwesenheit von Sauerstoff tritt kein CO auf. Seine Entstehung ist ferner an die lebende Pflanze geknüpft. Die Verff. nehmen daher an, daß das CO ein Atmungsprodukt ist. Ob das zutrifft und ob vor allem CO das einzige Atmungsprodukt ist, also die CO<sub>2</sub> ersetzt, bedarf wohl noch näherer Prüfung. Der Befund ist interessant genug, weiter verfolgt zu werden. Insbesondere wäre zu prüfen, woher der Kohlenstoff stammt, der im CO ausgeschieden wird, ob die Alge auch an ihrer freien Oberfläche keine CO<sub>2</sub> abgibt und ob wirklich die intramolekulare Atmung völlig fehlt, wie man aus den Versuchen mit Stickstoffatmosphäre schließen müßte.

H. Kniep.

## Neue Literatur.

### Allgemeines.

**Bernard, M.,** Principes de biologie végétale. Paris. 1921.

**Hansen, A.,** Repetitorium der Botanik für Mediziner und Studierende der Forst- und Landwirtschaft. 11. erw. Aufl. Gießen. 1921. IV + 184 S.

**Kraepelin, K.,** Einführung in die Biologie. Zum Gebrauch an höheren Schulen und zum Selbstunterricht. 5. verb. Aufl., bearb. von C. Schäffer. Leipzig. 1921. VIII + 357 S.

**Küster, E.,** Anleitung zur Kultur der Mikroorganismen. Für den Gebrauch in zoologischen, botanischen, medizinischen und landwirtschaftlichen Laboratorien. 3. verm. Aufl. Leipzig. 1921. VII + 133 S.

—, Botanische Betrachtungen über Alter und Tod. Berlin. 1921. (Abh. z. theoret. Biologie. H. 10.)

**Migula, W.,** Exkursionsflora von Deutschland zum Bestimmen der häufigeren in Deutschland wildwachsenden Pflanzen. 2. Aufl. Berlin u. Leipzig. 1921. 343 S.

**Molisch, H.,** Das lebende Reagens. Wien. 1921. 20 S.

**Small, J.,** A text-book of Botany for medical and pharmaceutical students. London. 1921. X + 681 S.

- Strasburger, E.**, Das botanische Praktikum. Anleitung zum Selbststudium d. mikrosk. Bot. f. Anfänger u. Geübtere. Jena. 1921. 6. Aufl., bearb. v. M. Koernicke. 873 S. 250 Abb.
- , Das kleine botanische Praktikum für Anfänger. Anleitung zum Selbststudium d. mikrosk. Bot. u. Einführung in d. mikrosk. Technik. Jena. 1921. 9. Aufl. bearb. v. M. Koernicke. 272 S. 141 Abb.
- Welten, H.**, Biologische Probleme. Bielefeld. 1921. I + 118 S.
- Wettstein, F. v.**, Das Vorkommen von Chitin und seine Verwertung als systematisch phylogenetisches Merkmal im Pflanzenreich. (Sitzgsber. d. Akad. d. Wiss. in Wien. Math.-naturw. Klasse. Abt. I. 1921. 130. H. 1—3. 20 S.)

## Zelle.

- Entz, G.**, s. unter Algen.
- Gates, R. R.**, and **Rees, E. M.**, A cytological study of pollen development in *Lactuca*. (Ann. of Bot. 1921. 35, 365—398.)
- Janse, J. M.**, La polarité des cellules cambiennes. (Ann. Jard. Buitenzorg. 1921. 31, 167.)
- Showalter, A. M.**, s. unter Moose.
- Suessenguth, K.**, Bemerkungen zur meiotischen und somatischen Kernteilung bei einigen Monokotylen. (Flora. 1921. N. F. 14, 313—328.)
- Walter, H.**, Ein Beitrag zur Frage der chemischen Konstitution des Protoplasmas. (Biochem. Zeitschr. 1921. 122, 86—99.)
- Weber, F.**, Das Fadenziehen und die Viskosität des Protoplasmas. (Österr. bot. Zeitschr. 1921. H. 6—8. 172—180.)
- Wisselingh, C. van**, 10. Beitrag zur Kenntnis der Karyokinese. (Beih. bot. Zentralbl. 1921. 38, 273.)

## Gewebe.

- Ballard, C. W.**, The elements of vegetable Histology. New York. — London. 1921. 8°. XIV + 246 S. 75 Textfig.
- Jakobson-Paley, R.**, Le periplasmodium dans les anthères de l'*Arum maculatum*. (Bull. soc. bot. Genève. 1920. 12, 306.)
- Pfeiffer, H.**, Die Kegelzellen innerhalb der Gefäßbündelscheide bei *Cladium Mariscus* R. Br. (Beih. bot. Zentralbl. Abt. I. 38, 401—404.)
- Rivière, H. C. C.**, L'épaississement des tiges du *Vitis lanceolaria* Wall. (Ann. jard. Buitenzorg. 1921. 31, 141.)
- Ziegenspeck, H.**, Über die Rolle des Casparyschen Streifens der Endodermis und analoge Bildungen. (Ber. d. d. bot. Ges. 1921. 31, 302.)

## Morphologie.

- Hallier, H.**, Zur morphologischen Deutung der Diskusgebilde in der Dikotylenblüte. (Medlgn. v. Rijkes Herb. Nr. 41. 14 S.)

## Physiologie.

- Bersa, E.**, Die Gültigkeit des Energiemengengesetzes für den negativen Galvanotropismus der Wurzel. (Österr. bot. Zeitschr. 1921. H. 6—8. 194—197.)
- Brenchley, W.**, and **Jackson, V. G.**, Root development in barley and wheat under different conditions of growth. (Ann. of Bot. 1921. 35, 533.)
- Dischendorfer, O.**, Über die Bläuung in Pflanzenaschen durch Chlorzinkjod. (Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. 1921. 38. H. 2.)
- Fischer, H.**, Physiologische Leistungen primitivster Organismen in ihrer stammesgeschichtlichen Bedeutung. (Centralbl. f. Bakt. Abt. II. 1921. 55, 1—5.)
- Fürth, E.**, Über das Wachstum von *Raphanus*-Keimlingen im kohlenstofffreien Raume. (Österr. bot. Zeitschr. 1921. H. 6—8. 183—193.)



- Gottschalk, A.**, Über den Begriff des Stoffwechsels in der Biologie. (Abh. z. theoret. Biologie. 1921. H. 12. 51 S.)
- Grab, M. v.**, Brenztraubensäure als Zwischenprodukt der alkoholischen Zuckerspaltung. (Biochem. Zeitschr. 1921. 123, 1.)
- Gravis, A.**, Elements de physiologie végétale. Paris. 1921.
- Herzfelder, H.**, Experimente an Sporophyten von *Funaria hygrometrica*. (Flora. 1921. N. F. 14, 385—393.)
- Höfler, K.**, und **Stiegler, A.**, Ein auffälliger Permeabilitätsversuch in Harnstofflösung. (Ber. d. d. bot. Ges. 1921. 39, 157—164.)
- Janse, J. M.**, s. unter Zelle.
- Jensen, P.**, Reiz, Bedingung und Ursache in der Biologie. (Abh. z. theoret. Biologie. 1921. H. 11. 70 S.)
- Jungmann, W.**, Beobachtungen über die Entfaltungen und die Bewegung der Lippe von *Masdevallia muscosa* Rchb. f. (2 Abb. i. Text.) (Ber. d. d. bot. Ges. 1921. 39, 296.)
- Kumoyawa, H.**, Über die Dismutation verschiedener Aldehyde der Hefe. (Biochem. Zeitschr. 1921. 123, 225.)
- Leick, E.**, Beiträge zum Wärmephänomen der Araceenblütenstände. II. Teil. (Mitt. des naturwiss. Vereins f. Neuropommern u. Rügen. 1921. 48, 36 S.)
- Lundegårdh, H.**, Ecological studies in the assimilation of certain forest-plants and shore-plants. (Svensk bot. Tidskr. 1921. 15, 46.)
- Möller, H. P.**, Rhythmische Fällungserscheinungen in pflanzlichen Zellmembranen. (Kolloidchem. Beih. 1921. 14, 98—146.)
- Möller und Hansendorf**, Humusstudien. (Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwesen. 1921. 53, 789—840.)
- Munns, E. N.**, Effect of location of seed upon germination. (Bot. Gazette. 1921. 72, 256—260.)
- Onodera, I.**, Über die Gase, welche im Reisfelde bei der Zersetzung von Genge (*Astragalus sinicus*) entstehen. (Ber. d. Ohara Inst. f. landwirtschaftl. Forschungen. 1920. 1, 557.)
- Osugi, S.**, Inversion of Cane Sugar by Mineral-Acid-Soil. (Ebenda. 579.)
- Rimbach, A.**, Über die Verkürzung des Hypokotyls. (Ber. d. d. bot. Ges. 1921. 39, 285.)
- , Über die Wachstumsweise der Wurzel von *Incarvillea Delavayi*. (Ebenda. 288.)
- , Über Wurzelverkürzung bei dikotylen Holzgewächsen. (Ebenda. 281.)
- Rippel, A.**, Die Frage der Eiweißwanderung beim herbstlichen Vergilben der Laubblätter. (Biol. Zentralbl. 1921. 41, 508—522.)
- Ruttner, Fr.**, Das elektrolytische Leitvermögen verdünnter Lösungen unter dem Einflusse submerser Gewächse. I. (Sitzgsber. der Akad. d. Wiss. in Wien. Abt. I. 1921. 130, 71—108.)
- Unna, P. G.** und **Fein, H.**, Zur Chromolyse des pflanzlichen Kernkörperchens. (Biol. Zentralbl. 1921. 41, 495—507.)
- Wurmser, R.**, Recherches sur l'assimilation chlorophyllienne. (Arbeit a. d. Inst. f. allgem. Physiologie d. naturw. Fak. Straßburg. Paris. 1921. 110 S.)

### Fortpflanzung und Vererbung.

- Alverdes, Fr.**, Die Rolle einer »kumulierten Nachwirkung« in der Stammesgeschichte. (Zeitschr. f. indukt. Abstammgs.- und Vererb.-Lehre. 1921. 27, 52—65.)
- Gates, R.**, Mutations and evolution. London. 1921.
- Haase-Bessell, G.**, Digitalisstudien II. (Zeitschr. f. ind. Abstammgs.- und Vererb.-Lehre. 1921. 27, 1—26.)
- Haberlandt, G.**, Über experimentelle Erzeugung von Adventivembryonen bei *Oenothera Lamarckiana*. (Sitzgsber. d. preuß. Akad. d. Wiss. 1921. 40, 695—725.)

- Haecker, V.**, Allgemeine Vererbungslehre. 3. Aufl. Braunschweig. 1921. XI und 444.  
**Nachtsheim, H.**, Sind haploide Organismen lebensfähig? (Biol. Zentralbl. 1921. **41**, 459—478.)  
**Ostenfeld, C. H.**, Some experiments on the origin of new forms in the genus *Hieracium* sub-genus *Archieracium*. (Journ. of Genetics. 1921. **11**, 117—121.)  
**Prell, H.**, Die Grenzen der Mendelschen Vererbung. (Zeitschr. f. indukt. Abstammgs.- und Vererb.-Lehre. 1921. **27**, 65—75.)

### Ökologie.

- Heinricher, E.**, Mistelträger im Botanischen Garten zu Innsbruck. (Ber. d. d. bot. Ges. 1921. **39**, 291.)  
**Knoll, F.**, Insekten und Blumen. Experimentelle Arbeiten zur Vertiefung unserer Kenntnis über die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Tieren. (Abh. zool.-bot. Ges. Wien. 1921. **12**, Heft 1.)  
**Lundegardh, H.**, s. unter Physiologie.  
**Rietz, G. E. du**, Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie. Upsala. 1921. 272 S.  
**Vageler, P.**, Bodenkunde. (Sammlung Götschen. Bd. 455.) Berlin und Leipzig. 1921. 104 S.

### Algen.

- Bélar, K.**, Protozoenstudien III. (Arch. f. Protistenk. 1921. **43**, 432.)  
**Berge, O.**, Die Algenflora d. Tåkernsees. (Kungl. svensk vetenskapsakad. Stockholm. 1921.)  
**Doflein, F.**, Mitteilungen über Chrysomonaden aus dem Schwarzwald. (Zool. Anz. 1921. **53**, 153.)  
**Entz, G.**, Über die mitotische Teilung von *Ceratium hirundinella*. (Arch. f. Protistenk. 1921. **43**, 416.)  
**Schröder, Br.**, Zellpflanzen Ostafrikas. Gesammelt a. d. akad. Studienfahrt 1910. (Hedwigia. 1921. **63**, 117.)  
**Williams, J. Lloyd**, The Gametophytes and Fertilization in *Laminaria* and *Corda*. (Ann. of Bot. 1921. **35**, 603.)  
**Wisselingh, van**, s. unter Zelle.

### Cyanophyceen.

- Geitler, L.**, Kleine Mitteilungen über Blaualgen. (Österr. bot. Zeitschr. 1921. Nr. 6—8. 158—167.)  
**Schmid, G.**, Bemerkungen zu *Spirulina*. (Arch. f. Protistenk. 1921. **43**, 463.)

### Bakterien.

- Bruynoghe, R.**, Manuel de Bacteriologie. Paris. 1921.  
**Fischer, H.**, s. unter Physiologie.  
**Keuchenius, P. E.**, s. unter Teratologie und Pflanzenkrankheiten.  
**Petersen, E. J.**, A new sapropelic microorganism (*Conidiothrix sulphurea*) with some reflections on the existence of exogenous spores in Bacteria. (Dansk bot. Arkiv. 1921. **4**, 1—16.)  
**Potthoff, H.**, Zur Entwicklungsgeschichte der Gattungen *Chromatium* und *Spirillum*. (Centralbl. f. Bakt. II. Abt. 1921. **55**, 9—13.)

### Pilze.

- Blakeslee, A. F.**, **Cartledge, J. L.**, and **Welch, D. S.**, Sexual Dimorphism in *Cunninghamella*. (Bot. Gazette. 1921. **72**, 185—219.)

- Clausen, P.**, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über den Erreger der als »Kalkbrut« bezeichneten Krankheit der Bienen. (Arb. a. d. Biol. Reichsanst. f. Land- u. Forstwirtsch. 1921. 10. H. 6.)
- Kasai, M.**, On the morphology and some cultural results of *Fusarium Solani* (Mart.) Appel et Wollenweber, an Organism which causes dry rot in the Irish potato tubers. (Ber. d. Ohara Inst. f. landw. Forschgen. 1920. 1, 519.)
- Krakover, L. J.**, s. unter Angewandte Botanik.
- Nienburg, W.**, Pilze und Flechten. (Natur u. Geisteswelt, Pflanzenk. 1921. 675, 120 S. 88 Abb.)
- Petrak, F.**, Mykologische Notizen II. (Nr. 31—115.) (Ann. Mycologici. 1921. 19, 17—128.)
- Rothmayr, J.**, Die Pilze des Waldes. Neue Auflage. Luzern. 1921. 2 Bde.

### Flechten.

- Nienburg, W.**, s. unter Pilze.

### Moose.

- Herzfelder, H.**, Beitrag zur Frage der Moosfärbung. (Beih. bot. Zentralbl. 1921. 38, 355.)
- , s. unter Physiologie.
- Showalter, A. M.**, Chromosomes of *Conocephalum conicum*. (Bot. Gazette. 1921. 72, 245—249.)

### Gymnospermen.

- Hatfield, E. J.**, Anatomy of the seedling and young plant of *Macrozamia Fraseri*. (Ann. of Bot. 1921. 35, 565.)

### Angiospermen.

- Arber, A.**, The leaf structure of the Iridaceae, considered in relation to the phyllode theory. (Ann. of Bot. 1921. 35, 301—336.)
- Ball, C. R.**, Notes on Willows of Sections Pentandrae and Nigrae. (Bot. Gazette. 1921. 72, 220—236.)
- Danser, B. H.**, Contribution à la systématique du *Polygonum lapathifolium*. (Rec. trav. bot. néerlandais. 1921. 18, 125—213.)
- Ginzberger, A.**, Zur Kenntnis des Formenkreises von *Phagnalon rupestre* (L.) DC. und *Phagnalon graecum* Boiss. et Heldr. (Österr. bot. Zeitschr. 1921. H. 6—8. 137—204.)
- Handel-Mazzetti, H.**, s. unter Pflanzengeographie. Floristik.
- Johansson, K.**, Bidrag till kännedom om Gottlands *Ulmus*-former. (Beiträge zur Kenntnis der *Ulmus*-Formen Gotlands.) (Svensk bot. Tidskr. 1921. 15, 1.)
- Kniczynski, St.**, Studja systematyczno-geograficzne nad gwoździkami. — Recherches géographiques et morphologiques sur les oeillettes. (Rozpraw Wydziału matemat.-przyrodn. Polskiej Akad. Umiejętności. Ser. B. 59, 303—397.)
- Mattfeld, F.**, Zur Kenntnis der Phylogenie unterständiger Fruchtknoten bei den Caryophyllaceen. (Ber. d. d. Ges. 1921. 39, 275.)
- Rosenkranz, F.**, Die Edelkastanie in Niederösterreich. (Blätter f. Naturk. u. Natursch. 1921. 8, 68—72.)
- Samuelsson, G.**, Om några *Lepidium*-arter. (Über einige *Lepidium*-Arten.) (Svensk bot. Tidskr. 1921. 15, 29.)
- Sandt, W.**, Beiträge zur Kenntnis der Begoniaceen. (Flora. 1921. N. F. 14, 329—384.)
- Schnarf, K.**, Kleine Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermen. I. *Gilia millefoliata* Fisch. et Mey. (Österr. bot. Zeitschr. 1921. H. 6—8. 153 bis 158.)



- Vierhapper, F., Über *Vogelia apiculata* und *paniculata*. (Ebenda. 167—172.)  
 Wilson, E. H., and Rehder, A., A monograph of *Azaleas*. *Rhododendron* subgenus *Anthodendron*. (Publications of the Arnold Arboretum Nr. 9, Cambridge-University Press. 1921. 219 S.)

## Pflanzengeographie. Floristik.

- Domin, K., Beiträge zur Flora und Pflanzengeographie Australiens. Teil I. Abt. 3. Lief. 1. (Bibliotheca botanica. 1921. 90 S.)  
 Erdtmann, O. G. E., Pollenanalytische Untersuchungen von Torfmooren und marinen Sedimenten in Südwest-Schweden. (Ark. f. Bot. 1921. 17, 173 S.)  
 Fries, R. E., Wissenschaftliche Ergebnisse der schwedischen Rhodesia-Kongo-Expedition 1911—1912 unter Leitung von Eric Graf v. Rosen. Bd. I. Botan. Untersuchungen. Ergänzungsheft. Stockholm. 1921. 135 S.  
 Guppy, H. B., The testimony of the endemic species of the canary islands in favour of the age and area theory of Dr. Willis. (Ann. of Bot. 1921. 35, 513.)  
 Haines, H. H., The Botany of Bihar and Orisza. An Account of all the known indigenous Plants of the Province and of the most important or most commonly cultivated exotic ones. Part. II. London. 1921. 224 S.  
 Handel-Mazzetti, H., Plantae novae Sinenses diagnosibus brevibus descriptae. (12. u. 13. Fortsetzung.) (Anz. d. Akad. d. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. Sitzg. v. 14. Juli und 13. Okt. 1921.)  
 Kägi, H., Die Alpenpflanzen des Mattstock-Speer-Gebietes und ihre Verbreitung im Züricher Oberland. (Wiss. Beil. z. 56. Bde. d. Jahrb. d. St. Gallischen naturw. Ges. Vereinsjahr 1919, ersch. 1920. 45—254.)  
 Leeuwen, W. van, The flora and the fauna of the islands of the Krakatau-group in 1919. (Ann. jard. Buitenzorg. 1921. 31, 103.)  
 Leick, E., Eine neue baltische Strandpflanze. (Mitt. d. naturwiss. Ver. f. Neu-vorpommern u. Rügen. 1921. 48, 18 S.)  
 Lindquist, H., Om vegetationen på det europeiska Rysslands stepper. (Über die Steppenvegetation des europäischen Rußlands. (Svensk bot. Tidskr. 1921. 15, 20.)  
 Palmgren, A., Die Entfernung als pflanzengeographischer Faktor. (Acta Societatis pro fauna et flora fennica. 1921. 49, 113 S.)  
 Romell, L. G., Voles as a factor in plant ecology. (Svensk bot. Tidskr. 1921. 15, 43.)  
 Scheffelt, Die Schichtung des Seenplanktons mit besonderer Berücksichtigung des Chiemsees. (Allgem. Fischerei-Zeitung. 1921. Nr. 20. 4 S.)  
 Taylor, N., Endemism in the Bahama Flora. (Ann. of Bot. 1921. 35, 523.)  
 Vogt, M., Pflanzengeographische Studien in Obertoggenburg. (Wiss. Beil. z. 57. Bd. d. Jahrb. d. St. Gallischen naturw. Ges., Vereinsjahr 1920, ersch. 1921. 169—304.)  
 Willis, J. C., Endemic genera of plants in their relation to others. (Ann. of Bot. 1921. 35, 493.)

## Teratologie und Pflanzenkrankheiten.

- Holden, H. S., and Daniels, M. E., Observations on the anatomy of teratological seedlings. IV. Further studies on the anatomy of atypical seedlings of *Impatiens Roylei*, Walp. (Ann. of Bot. 1921. 35, 461.)  
 Keuchenius, P. E., Die Rindenbräune der *Hevea Brasiliensis*. Eine kritische Untersuchung. (Centralbl. f. Bakt. II. Abt. 1921. 55, 14—74.)  
 Leeuwen-Reijnvaan, W. und J. van, Über die von *Eriophyes paupropus* Nal. an verschiedenen Arten von *Nephrolepis* gebildeten Blattgallen. (Ann. Jard. Buitenzorg. 1921. 31, 83.)  
 Stevens, F. L., and Hall, J. G., Diseases of economic plants. Revised edition by F. L. Stevens. 1921. 507 S.

## Angewandte Botanik.

- Burmester, H.**, Wichtiges und Neues über Düngung und Anbau unserer landwirtschaftlichen Versuchspflanzen. (Arb. d. schles. Landbundes. H. 1. Breslau. 1921.)
- Dinand, A. F.**, Handbuch d. Heilpflanzenkunde. Esslingen und München. 1921. 300 S.
- Harukawa, Chūkichi**, Controlling the Rice-borer (*Chilo simplex*) by submergence. (Ber. d. Ohara-Inst. f. landw. Forschungen. 1920. 1, 599.)
- Karsten, G.**, Methoden u. Ziele der Gewächshauskulturen. (Handb. d. biolog. Arbeitsmethoden. 1921. Abt. 11. Teil 2.)
- Nisikado, Yosikazu** and **Miyake, Chūichi**, Treatment of the Rice Seeds for Helminthosporiose. I. Hot Water Treatment. (Ber. d. Ohara-Inst. f. landw. Forschungen. 1920. 1, 543—555.)
- Werth, E.**, Phänologie und Pflanzenschutz. (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1921. 31, 81—89.)
- Zade, A.**, Werdegang und Züchtungsgrundlagen der landwirtschaftlichen Kulturpflanzen. (Natur und Geisteswelt. Leipzig. 1921. 766, 104.)

## Technik.

- Bresslau, E.**, Die Gelatinierbarkeit des Protoplasmas als Grundlage eines Verfahrens zur Schnellanfertigung gefärbter Dauerpräparate von Infusorien. (Arch. für Protistenk. 1921. 43, 467—480.)

## Verschiedenes.

- Schellenberg, G.**, Die Sammlungen des Kieler Universitätsherbars. (Beih. z. Bot. Centralbl. Abt. II. 1921. 38, 389—397.)





## Neuerscheinungen

aus dem Verlag von Gustav Fischer in Jena

### Aufgaben und Ziele einer vergleichenden Physiologie auf geographischer Grundlage.

Akademische Rede, gehalten beim Antritt des Rektorats der Universität Bonn am 2. Nov. 1921. Von Dr. **Hans Fitting**, o. ö. Professor der Botanik. 42 S. gr. 8° 1922 Mk 6.—

In der Pflanzenphysiologie macht sich in den letzten Jahren in zunehmendem Maße eine Betrachtungsweise geltend, die für sie von hoher Bedeutung zu werden beginnt und aus der sich ein neuer Zweig als „geographische Physiologie“ zu entwickeln scheint. Bisher ist noch niemals der Versuch gemacht worden, die Aufgaben dieser Wissenschaft klar in ihren Umrissen zu zeichnen. Der auf diesem Gebiete mit langjährigen Erfahrungen vertraute Verfasser zeigt in diesem Vortrag die neue Richtung in ihren Zielen und in ihren bisherigen Ergebnissen.

### Die Süßwasserflora Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz.

Herausgegeben von Professor Dr. **A. Pascher**, Prag.

Heft 7: **Chlorophyceae IV: Siphonocladiales, Siphonales**. Bearbeitet von Dr. W. Heering †. Hamburg. Mit 94 Abbildungen im Text. IV, 103 S. Taschenformat. 1921 Mk 15.—, geb. Mk 20.—

Das vorliegende Heft dieses bekannten Sammelwerkes, das von der Fachpresse mit großem Beifall aufgenommen worden ist, umfaßt jene Ordnungen der zellulären Grünalgen, deren Zellen im entwickelten Zustande mehrkernig — polyenergid — sind.

Es ist daher hier eine Reihe von Süßwasseralgeln behandelt, die wegen ihrer ungemein wechselnden und plastischen Form den Süßwasserbiologen immer große Schwierigkeiten bereitete, wie *Cladophora*, *Aegagropila* usw. Der ausgezeichnete Algologe Heering, der sich jahrelang mit ihnen beschäftigte, hat hier seine Anschauungen in zusammenfassender Weise niedergelegt und gibt gleichzeitig eine klare und erschöpfende Beurteilung dieser Algen.

### Experimentelle Protistenstudien. Von **Victor Jollos**. I. Unter-

suchungen über Variabilität und Vererbung bei Infusorien. Mit 12 Kurven im Text. (Sonderabdruck aus „Archiv für Protistenkunde“, Band 43.) III, 222 S. gr. 8° 1921 Mk 36.—

### Über den Sitz des Geruchsinnes bei Insekten. Von **K. v. Frisch**,

o. ö. Professor an der Universität München. Mit 7 Abbildungen im Text und 2 Tafeln. (Sonderabdruck aus „Zoolog. Jahrbücher“, Abteilung für allg. Zool. und Physiologie. Band 38.) III, 63 S. gr. 8° 1921 Mk 18.—

K. v. Frisch, dessen Name im Zusammenhang mit den Erörterungen über den Farben- und Formensinn der Bienen und auch über deren Geruchssinn mit Hilfe einzigartiger Dressurmethoden bereits allgemein bekannt ist, gibt in der vorliegenden Studie einen weiteren wertvollen Beitrag zu der Frage über den Geruchssinn der Insekten. Besonders in Entomologenkreisen hat die Frage nach dem Sitz des Geruchsinnes der Insekten seit jeher besonderes Interesse gefunden, die Arbeit hat aber auch für Botaniker, Tierpsychologen und Bienenzüchter Bedeutung.

### Grundlagen einer ökologischen Tiergeographie. Von Professor Dr.

**Friedrich Dahl**. Mit 11 Abbildungen im Text und 2 Karten. VIII, 106 S. gr. 8° 1921 Mk 22.—, geb. Mk 28.—

Inhalt: 1. Die Verteilung der Tierarten auf die Biologie und die Feststellung ihrer Häufigkeit. 2. Die ökologischen Faktoren. 3. Ausbreitungsmittel und Ausbreitungshindernisse. 4. Die vergleichende Biökönotik. 5. Die Verbreitung der Tierarten. 6. Entwicklungszentren und Ausbreitungsherde auf der Erde. 7. Eine tiergeographische Einteilung der Erdoberfläche. — Register.

In dem vorliegenden Buche wird zum ersten Male der Versuch gemacht, die moderne ökologische Betrachtungsweise, welche in der Pflanzengeographie bereits zur allgemeinen Aufnahme gelangt ist, auf zoologische Probleme anzuwenden. Der Verfasser hat schon in den neunziger Jahren an der Universität Kiel Tiergeographie von ökologischen Gesichtspunkten aus gelesen. Seine langjährigen Erfahrungen und ein umfangreiches Material, das er mit dem Fortschreiten der Ökologie sammeln konnte, sind in diesem Buche, das heute einem dringenden Bedürfnis entspricht, verarbeitet worden. Zoologen wird das Buch willkommen sein, aber auch bei Botanikern wird es Beachtung finden.



**Biochemie der Pflanzen.** Von Dr. phil. et med. **Friedrich Czapek**, o. ö. Professor an der Universität Leipzig. Zweite, umgearbeitete Auflage. 3 Bände. Mk 305.—, geb. Mk 349.50

**Erster Band.** Mit 9 Abbild. i. Text. XIX, 828 S. gr. 8°. 1913

Mk 96.—, geb. Mk 112.—

**Zweiter Band.** XII, 541 S. gr. 8° 1920 Mk 99.—, geb. Mk 115.50

**Dritter Band.** IX, 852 S. gr. 8° 1921 Mk 110.—, geb. Mk 122.—

Das vorliegende Werk ist aus dem Wunsche des Verfassers, bei seinen physiologischen Studien eine möglichst vollständige und kritisch gesichtete Sammlung des pflanzenbiologischen Tatsachenmaterials zu besitzen, entstanden. Es wendet sich in erster Linie an diejenigen, welche auf dem Gebiete der chemischen Physiologie der Pflanzen wissenschaftlich tätig sind. Da verschiedene andere Wissenschaften, wie organische Chemie, Agrikulturchemie und Pflanzenbau, medizinische Physiologie und Bakteriologie, landwirtschaftliche und technische Mikrobiologie, Pharmazie mit der chemischen Pflanzenphysiologie durch zahlreiche Berührungspunkte verbunden sind, so wird es auch anderweitig Nutzen stiften.

In Erkenntnis der ungemein großen wechselseitigen Bedeutung nähere Beziehungen zwischen Tier- und Pflanzenphysiologie war der Verfasser ferner bemüht, die Wichtigkeit der tierphysiologischen Methoden und Tatsachen für den Botaniker an allen geeigneten Stellen möglichst in den Vordergrund zu rücken.

Die Berücksichtigung der in den letzten Jahren ausgeführten umfangreichen Untersuchungen und erzielten Fortschritte, sowie die Aufnahme einer Reihe wichtiger Ergänzungen und zahlreicher Verbesserungen haben das Werk auf den neuesten Stand der Forschung gebracht, so daß es nunmehr für zahlreiche Fachgenossen eine peinlich empfundene Lücke wieder ausfüllen wird.

Pharmazeutische Zeitung 1921 Nr. 38: . . . . . Was hier an Wissen, an unglaublicher Vielseitigkeit, an exakterster Arbeit und an eiserntem Fleiße geleistet worden ist, vermag man erst dann ein wenig zu begreifen, wenn man sich klar wird, daß der Verfasser dieses standard work ein ebenso vorzüglicher Botaniker sämtlicher Disziplinen ist, wie er als Chemiker nicht nur die ungeheure Literatur des Gebietes vollkommen beherrschen muß, sondern naturgemäß ebenfalls in allen Zweigen dieses fast unübersehbaren Gebietes aufs genaueste eingearbeitet ist.

. . . Mit diesem Werke ist der gesamte Umfang dieser riesigen Wissenschaft bis auf den heutigen Tag abgegrenzt und kritisch gesichtet. Damit ist für die verschiedenen Wissenschaften, namentlich die angewandten, ein Handbuch von nicht zu übertreffendem Werte geschaffen. Dr. R. M.

**Mikrochemie der Pflanze.** Von Dr. **Hans Molisch**, o. ö. Professor und Direktor des pflanzenphysiologischen Instituts an der Universität Wien. Zweite, neubearbeitete Auflage. Mit 135 Abbildungen im Text. XI, 434 S. gr. 8° 1921 Mk 58.—, geb. Mk 68.—

Die Mikrochemie der Pflanze, die die Aufgabe hat, sehr kleine Stoffmengen in den Organen, Geweben und Zellen nachzuweisen, ist ein Gebiet, das neuerdings ganz besonders lebhaftes Interesse findet. Die Literatur über diese Dinge ist sehr zerstreut, und es entsprach daher einem lebhaften Bedürfnis, ein zusammenfassendes und grundlegendes Werk über diesen Gegenstand erscheinen zu lassen. Prof. Molisch arbeitete seit vielen Jahren an diesen Fragen und war daher, wie kaum ein zweiter berufen, eine Mikrochemie der Pflanze zu schreiben. Bei der Abfassung war er bestrebt, das Vorhandene kritisch zu prüfen, die verschiedenen Reaktionen aus eigener Anschauung kennen zu lernen und auf ihren Wert und ihre Brauchbarkeit zu untersuchen — eine Aufgabe, die bei dem großen Umfang des Stoffes nicht leicht zu bewältigen war. Es sollte nicht bloß eine Übersicht gegeben, sondern da, wo noch so viel Unreifes und Zweifelhafte im Wege stand, Spreu vom Weizen geschieden und, wenn möglich, durch eigene Erfahrung gestützt werden.

Mit Abbildungen wurde das Buch, um das Verständnis zu erleichtern, reichlich ausgestattet. Man wird hier vergeblich nach alten bekannten Bildern suchen, sondern fast nur Originalabbildungen — weit über hundert — finden.

Das Werk ist für Botaniker, Pharmazeuten, Pharmakologen und Chemiker von allergrößtem Interesse. Möge es zu neuen Untersuchungen anregen und der Mikrochemie, die in der Zellenlehre der Zukunft sicherlich eine bedeutungsvolle Rolle spielen wird, neue Freunde gewinnen.

# ZEITSCHRIFT FÜR BOTANIK

HERAUSGEGEBEN

VON

HANS KNIEP UND FRIEDRICH OLTMANN

14. JAHRGANG

HEFT 2

MIT 8 KURVEN IM TEXT



JENA  
VERLAG VON GUSTAV FISCHER  
1922

---

Monatlich erscheint ein Heft

---

Alle für die Zeitschrift bestimmten Sendungen (Manuskripte, Bücher usw).  
bitten wir zu richten an

Herrn Geh. Hofrat Prof. Dr. Oltmanns, Freiburg i. Br., Jacobistr. 23

## Inhalt des zweiten Heftes.

I. Originalarbeit.		Seite
<b>Camill Montfort, Die Wasserbilanz in Nährlösung, Salzlösung und Hochmoorwasser</b>	Mit 8 Kurven im Text. . . . .	97
II. Besprechungen.		
Lehmann, Ernst, Bemerkungen zu einem Referat Renners über meine Arbeit: Zur Terminologie und Begriffsbildung in der Vererbungslehre		173
Mast, S. O., The relation between Spectral Color and Stimulation in the lower Organisms . . . . .		183
—, Effects of Chemicals on reversion in orientation to light in the colonial form, Spondylomorom quaternarium . . . . .		183
—, Reversion in the sense of orientation to light in the colonial forms, Volvox globator and Pandorina morum . . . . .		183
Osterhout, W. J. V., and Haas, A. R. C., On the dynamics of photosynthesis . . . . .		179
—, A demonstration of photosynthesis . . . . .		181
Wright, R. C., An apparatus for determining small amounts of carbon dioxide		181
III. Neue Literatur . . . . .		185

Originalarbeiten, die den Umfang von drei Druckbogen (48 Seiten) überschreiten, können in der »Zeitschrift für Botanik« in der Regel nur dann aufgenommen werden, wenn die Verfasser für die drei Bogen überschreitende Seitenzahl die Kosten tragen. Jede lithographische Tafel wird als ein Bogen gerechnet.



Verlag von Gustav Fischer in Jena

Soeben erschienen:

**Über die Verbreitung des Aluminiums in der Natur und seine Bedeutung beim Bau- und Betriebsstoffwechsel der Pflanzen.** Von Dr. **Julius Stoklasa**, Dipl.-Ing. agron., Prof. a. d. böhm.-techn. Hochschule u. Direktor d. staatl. Versuchsstation in Prag. Mit 28 Abbildungen im Text. X, 500 S. gr. 8<sup>o</sup> 1922 Mk 80.—

Schon seit 26 Jahren beschäftigt sich der Verfasser mit der physiologischen Bedeutung und Verbreitung des Aluminiums im Pflanzenreiche. Die Resultate haben ein neues Licht in der Bedeutung der Tonerde bei dem gesamten Betriebsstoffwechsel der Pflanzen, namentlich der Hydrophyten, Hydrophyten, Mesophyten und Xerophyten gebracht; hierbei sind die Bodenverhältnisse und die in ihm sich abspielenden Verwitterungsverhältnisse von ausschlaggebender Bedeutung. Die damit zusammenhängenden chemisch-mineralogischen Untersuchungen bilden einen Teil des Buches, das damit das ganze Problem erschöpfend nach beiden Richtungen hin behandelt und infolgedessen für Botaniker und Mineralogen, aber auch für die wissenschaftlich interessierte Landwirtschaft, gleich wertvoll ist.

Ab Januar erscheint wieder:

## Botanisches Centralblatt

Referierendes Organ für das Gesamtgebiet der Botanik

Im Auftrage der Deutschen Botanischen Gesellschaft

unter Mitwirkung von L. Diels-Berlin, H. Kniep-Würzburg, H. Mische-Berlin  
herausgegeben von **S. V. Simon-Göttingen**

Band 143 (Neue Folge Bd. 1)

„Referate“ und „Neue Literatur“

Preis: Mk. 200.—, für das Ausland Mk. 400.—

Die einzelnen Hefte erscheinen in-zwangloser Folge.



LIBRARY  
NEW YORK  
BOTANICAL  
GARDEN

# Die Wasserbilanz in Nährlösung, Salzlösung und Hochmoorwasser. Beiträge zu einer vergleichenden Ökologie der Moor- und Salzpflanzen.

Von  
Camill Montfort.  
Mit 8 Kurven im Text.

## Inhalt.

	Seite
Einleitung . . . . .	98
Erster Teil: Experimentelles . . . . .	100
I. Bemerkungen zur Methodik und Vorversuche . . . . .	100
1. Methodisches . . . . .	100
a) Der Apparat und sein Gebrauch . . . . .	100
b) Zur Diskussion der Fehlerquellen . . . . .	101
2. Vorversuche. Die Frage der rhythmischen Änderung der Wasser- aufnahme und der Einfluß des einfachen Auswechslens der Ver- suchslösung . . . . .	103
II. Vergleichende Untersuchung der Wasserbilanz in den ver- schiedenen Medien . . . . .	105
1. Die Bilanz in Nährlösung . . . . .	107
2. Die Bilanz in Salzlösung . . . . .	111
a) Diskussion der Versuche von Ricôme . . . . .	111
b) Eigene Versuche . . . . .	114
a) schwache osmotische Hemmung . . . . .	114
β) starke osmotische Hemmung . . . . .	116
γ) Ausgleich der starken Unterbilanz nach Beseitigung der Hemmung . . . . .	122
3. Die Bilanz im Hochmoorwasser . . . . .	125
a) Die Wurzeltätigkeit . . . . .	125
b) Die Bilanzverhältnisse . . . . .	127
a) Übergang von Nährlösung in Hochmoorwasser . . . . .	129
β) Bilanz nach kürzerer und längerer Einwirkung des Moorwassers . . . . .	131
aa) der Wasserbedarf bleibt derselbe wie in Nährlösung . . . . .	131
ββ) der Wasserbedarf wird gesteigert durch Erhöhung der Tran- spiration . . . . .	135
4. Die Bilanz bei starker Vergiftung und Abtötung der Wurzeln mittels Salzsäure . . . . .	137

<b>Zweiter Teil: Theoretisches nebst Beobachtungen auf Salzmooren</b>	<b>140</b>
A. Die Wasserbilanz der Salzpflanzen und ihre Beziehungen zur Xeromorphie; allgemeine Kritik des Halophytenproblems . . . . .	141
I. Woran die Halophytenliteratur krankt und worauf es eigentlich ankommt . . . . .	141
1. »Salzpflanzen«, »Strandpflanzen« und »halophile Xerophyten« .	141
2. Die Bedeutung des osmotischen Wertes und ihre Grenzen . .	144
3. Die osmotische Leistung der Wurzeln . . . . .	147
II. Zur Ökologie der Salz- und der Steinkohlenmoore; bestehen physiologische Beziehungen zwischen Torf- und Salzboden-Rhizosphäre? . . . . .	150
1. Rezente Salzmoore . . . . .	150
α) Allgemeines . . . . .	150
β) Beobachtungen am Standort und im Laboratorium . . . .	152
aa) Guttation, Salzsekretion und Wurzeldruck . . . .	153
ββ) Transpirationsversuche und Rückschlüsse auf die Bilanz	156
γ) Erledigung eines Einwandes und Aufgaben künftiger Forschung	158
2. Steinkohlenmoore . . . . .	159
B. Das Problem der Xerophyten auf nassem Substrat und die Hypothese einer »physiologischen Trockenheit« in früheren Zeiten . . . . .	161
Kurzer Überblick der Arbeit und Zusammenfassung einiger Ergebnisse . .	166
Angeführte Literatur . . . . .	169

### Einleitung.

Zwei mögliche Einwände, ein rein methodischer und ein physiologischer, erfordern die Ergänzung unserer früheren Versuche und Beobachtungen über Guttation und Blüten in sauren Moorwässern (vgl. Montfort 1921) und der aus ihnen abgeleiteten Schlüsse auf physiologische Nässe des Hochmoorbodens, nach der quantitativen Seite hin.

Zunächst könnte man geltend machen, die Guttationsmethode sei zu grob, um schon anfangs vorhandene, geringe Hemmungen der Wasseraufnahme erkennen zu lassen. Hier würde die Methode sogar bei einer technischen Verfeinerung durch genauere Bestimmung des Zeitpunktes der Tropfenabscheidung mit dem Horizontalmikroskop und der Messung der Ausflußmenge noch versagen. Die Gründe dafür habe ich schon früher (1920 p. 510) angegeben; sie beruhen auf unserer Unkenntnis der genaueren Proportionalität zwischen Aufnahme und Abscheidung des Wassers in sehr kurzen Zeiträumen. Weiterhin könnte man einwenden, die unter Ausschluß der Transpiration erfolgte Wasseraufnahme der Wurzeln sei auch bei starker Blutung

doch immerhin gering im Vergleich zu der Wassermenge, die einen ansehnlichen Transpirationsverlust zu decken habe. Die Wasseraufnahme müsse daher bei normalen oder gar gesteigerten Transpirationsbedingungen studiert werden. Erst wenn sie unter solchen Umständen, die ja auch den am Standort bei Besonnung eintretenden entsprächen, relativ ungehemmt gefunden würde, sei der Schluß auf die Bedeutungslosigkeit des sauren Moorwassers im fraglichen Sinne hinreichend begründet.

Es war also unsere Aufgabe: 1. Die Wasseraufnahme transpirierender Pflanzen nach Beeinflussung der Wurzeln durch Hochmoorwasser einige Stunden lang zu ermitteln. 2. Zu prüfen, ob sie bei Erhöhung der Transpiration, also des Bedarfs, in ausreichendem Maße ansteigt. Dies führte 3. zur Bestimmung des Verhältnisses zwischen Transpiration und Absorption und erforderte die gleichzeitige Kenntnis der Wasserabgabe. An Stelle der bisherigen einfachen Versuchsanordnung trat das Potometer.

Da das Ergebnis der Guttationsversuche mit Hochmoorpflanzen (insbesondere die Standortversuche) solche Fragen für diese normalen Verbraucher sauren Moorwassers weniger bedeutungsvoll erscheinen ließ, diese zudem infolge ihres rasigen Baus sich schwer zu Potometerversuchen eignen, durfte ich mich ganz auf geeignete Nicht-Moorpflanzen beschränken. Gerade hier, wo ja, wie wir sahen, im Gegensatz zu den Hochmoorpflanzen mehr oder minder rasch eine Giftwirkung die Geschwindigkeit des Wasserverkehrs beeinflusst, konnten quantitative Versuche von großem theoretischem Wert sein. Davon wird im theoretischen Teil noch die Rede sein. Hier sei aber im Anschluß an das früher über Potometer-Versuche Gesagte (vgl. 1920 p. 470) ausdrücklich hervorgehoben, daß ihre größere physiologische Exaktheit erkauft ist durch geringere ökologische Beweiskraft. Denn für solche Versuche gibt es keine Möglichkeit der Bestätigung bei natürlicher Konstellation der edaphischen Bedingungen, wie wir sie für die Guttationsversuche im Laboratorium mit Erfolg am Standort fanden. So, hoffe ich, wird man auch verstehen, weshalb ich mit der Veröffentlichung der folgenden, zumeist vor vielen Jahren angestellten Versuche solange zögerte, bis mir nach



Begründung der Guttationsmethode (1920) und ihrer Anwendung auf das Moorproblem (1921) die physiologischen und ökologischen Grundlagen ausreichend erschienen.

Bei der späteren Durcharbeitung der Versuchsergebnisse erweiterte sich das ursprünglich ökologische Thema über das Moorproblem hinaus nach zwei Seiten; 1. nach der allgemein-physiologischen Seite hin. Dies führte zu einer vergleichenden Untersuchung der Wasserbilanz unter verschiedenen Bedingungen. 2. nach dem Halophytenproblem hin. So wird der Versuch gemacht, das Problem der »physiologischen Trockenheit« nassen Substrates auf breiter physiologischer Basis mit Hilfe der vergleichenden Methode zu klären. Denn dies ist die einzige Möglichkeit, wichtige Probleme der Geobotanik auf induktiv-ökologischem Wege ihrer Lösung entgegenzuführen.

Der Plan zu solcher Behandlung pflanzengeographischer Probleme geht zurück auf Exkursionen während der Jahre 1911 und 1912 auf dem Kirchseeoner Moor bei München. In Bonn fand ich dann bei Herrn Prof. Dr. Fitting wachsende Anteilnahme an meinen Bestrebungen. Dafür, vor allem aber für die Förderung in rein physiologischen Fragen, fühle ich mich meinem verehrten Lehrer zu dauerndem Dank verpflichtet.

## Erster Teil: Experimentelles.

### I. Bemerkungen zur Methodik und Vorversuche.

Einige Vorversuche waren in erster Linie nötig, um die Leistungsfähigkeit des Potometers kennen zu lernen. Ferner mußte die Wasseraufnahme der Wurzeln in Nährlösung auf das Vorkommen periodischer Änderungen bei Konstanz der Außenfaktoren untersucht und der Einfluß des einfachen Auswechselns der Versuchslösung geprüft werden.

#### I. Methodisches.

##### a) Der Apparat und sein Gebrauch.

Benützt wurde ein verbessertes Pfeffer'sches Potometer, das mit der Eigenschaft, die einer eingesetzten Pflanze gebotene Versuchslösung auswechseln zu lassen, den Vorteil verband, daß es sich auf eine Wagschale stellen ließ. So konnte

gleichzeitig auch die Transpiration mit hinreichender Genauigkeit bestimmt werden.

Das Gefäß besaß einen 3—5 cm weiten Hals und verbreiterte sich nach unten wie ein Erlenmeyer-Kolben. Die in Nährlösung herangezogenen Versuchspflanzen (*Zea Mays*, *Impatiens parviflora*, *Phaseolus multiflorus* u. a.) wurden im mittleren Loch eines halbierten und dreifach durchlöchernten Gummistopfens befestigt und mit Watte und Kakaobutter über dem Wurzelhals abgeschlossen. Im zweiten Hals steckte ein Thermometer, während durch das dritte ein kurzes, mit Schlauch und Quetschhahn versehenes Glasrohr führte, das zum Auswechseln der Lösung diente. Seitlich war der Kolben etwa in der Mitte mit einem Tubus versehen. Dieser trug in doppelt durchbohrtem Gummistopfen eine graduierte Kapillare und ein mit Trichter versehenes Zuflußrohr. Wenig über der Bodenfläche war seitlich ein zweiter Tubus angeschlossen. Sein Stopfen führte ein kurzes, mit Schlauch und Quetschhahn versehenes (Ab- und Zufluß-) Rohr.

Die Kapillare muß horizontal liegen, da sonst ein hydrostatischer Druck zur Geltung kommt, der mit fortschreitender Wasseraufnahme abnimmt, um bei Füllung der Kapillare während des Versuches wieder anzusteigen. Die Bedeutung dieses Punktes erhielt schon aus einfachen physikalischen Überlegungen über die Beziehungen von hydrostatischem Druck, Dampfdruck und Diffusionsgeschwindigkeit. Zudem ist durch Vesque (1883) der Einfluß des Außendrucks auf die Wasseraufnahme der Wurzeln am Potometer direkt nachgewiesen worden.

Die Handhabung des Potometers ist folgende: Die vorsichtig in den Kolben eingeführte oder schon darin herangezogene Pflanze wird bei halber Füllung des Gefäßes eingesetzt, der Stopfen wird so tief eingedrückt, daß der Rand des Halses einige Millimeter übersteht. Diese Vertiefung wird mit flüssiger, aber fast erkalteter, also dem Erstarren naher Kakaobutter ausgegossen. Von ihr dringt ein wenig langsam in die Watte ein, mit der der Stengel im Stopfen befestigt ist. Erst nach dem Erstarren der Kakaobutter wird der Apparat ganz mit Wasser gefüllt, das im Versuchszimmer abgestanden ist.

Zu diesem Zweck wird an das Glasrohr des unteren Tubus ein in das Wasser eintauchendes Zuflußrohr angeschlossen und die Flüssigkeit durch Saugen an dem kurzen Glasrohr des Hauptstopfens bei (durch Quetschhahn bewirktem) Abschluß von Kapillare und Trichter emporgehoben. Durch seitliches Anbringen des Saugrohrs im Hauptstopfen und bei Beachtung des Umstandes, daß dieses innen gerade mit der Stopfenfläche abschließen muß, gelingt es durch Neigung des Apparates nach der entgegengesetzten Seite mit einiger Übung leicht, den letzten Rest der Luft abzusaugen. Durch kräftiges Eindrücken einer im weiten Saugrohr über dem Apparat luftblasenfrei emporgehobenen Wassersäule bei geschlossenem Quetschhahn des unteren Tubus wird das Trichter-Zuflußrohr luftfrei mit Wasser angefüllt, ebenso die Kapillare. Ein Quetschhahn schließt das Reservoir des Trichters ab. Dieses selbst wird mit einer dünnen Schicht Olivenöl übergossen, um die Verdunstung des Wassers zu verhindern.

#### b) Zur Diskussion der Fehlerquellen.

Die Fehlerquellen können eingeteilt werden in solche, die die Transpirationsgröße allein oder zugleich mit der Absorptions-

größe beeinflussen, und in solche, die nur die Aufnahme des Wassers beeinflussen. Beiden ist größte Aufmerksamkeit zu widmen.

Bezüglich der ersten Gruppe sei nur bemerkt, daß luftdichter Abschluß nicht unbedingt auch wasserdampfdichter Abschluß ist! Versuche über die Bedeutung dieses Faktors zeigten, daß ältere, aber noch gute Gummistopfen, selbst wenn sie mit Gewalt in den Tubus eingedreht wurden, oft kapillares Wasser zwischen sich und Glaswand (vielleicht sogar durch sich selbst) hindurchließen. Dieses trat äußerlich kaum in die Erscheinung und wurde leicht übersehen. Als aber »blinde« Versuche mit gefülltem Potometer und Glasstäben an Stelle von Pflanzen einige Stunden lang durchgeführt wurden, war oft eine deutliche Gewichtsabnahme durch Transpiration des Apparates zu bemerken. Da hierdurch ähnlich wie beim Gipspilz eine Saugung ausgeübt wird, zeigt auch der Meniscus in der Kapillare eine geringe scheinbare »Wasseraufnahme« an. Es würden also im physiologischen Versuch beide Größen zu hoch gemessen werden. Einreiben der Gummistopfen mit Vaseline vor dem Verschießen der Öffnungen beseitigte den Fehler. Die äußerst geringe Gewichtsabnahme der Ölschicht des Trichters war nicht imstande, die Transpirationsgröße zu beeinflussen. Das Gewicht des vorsichtig gefüllten und gut verschlossenen »blinden« Apparates wurde danach auf einer Wage, die noch 0,01 g anzeigte, bei halbstündiger Wägung selbst nach 8 Stunden konstant befunden.

Meniscusschwankungen durch Temperaturänderungen würden sich nicht einmal im Zimmer mit konstanter Temperatur völlig vermeiden lassen. Denn durch die bei stundenlangem durchgeführtem Versuch immer wieder nötige Anwesenheit zwecks Wägen und Ablesen wird die Lufttemperatur in der Umgebung des Apparates stets merkbar erhöht. Zudem bedingte die in den meisten Versuchen zur Erhaltung konstanten Lichtes im Dunkelzimmer angebrachte 1000 Kerzen-Lampe gleichfalls eine Temperaturerhöhung. Sie betrug in 3 Stunden in der Luft, die die Kapillare umspülte, meist  $1^{\circ}\text{C}$ ; im Innern des Apparates nur  $0,25\text{--}0,75^{\circ}\text{C}$ . »Blinde« Versuche zeigten hierbei, daß der Fehler durch langsamen Rückstoß des Meniscus die wahre Aufnahme der Wurzeln während einer halben Stunde um  $0,005\text{--}0,01\text{ cm}$  verkleinerte.

Die Ausdehnung durch Temperaturerhöhung läßt sich aus mehreren Gründen nicht als konstante Größe fassen und in Rechnung ziehen, selbst dann nicht, wenn ihr Einfluß an einem unmittelbar neben dem physiologischen Versuch stehenden »blinden« Vergleichspotometer von gleicher Größe und Kapillarenweite abgelesen wird. Denn es kommt eine weitere Komplikation hinzu, die deswegen unangenehm ist, weil sie einen variablen und gänzlich unkontrollierbaren Faktor enthält: die Volumänderung des Wurzelsystems. Geringe Temperaturerhöhung kann bei reichlicher Interzellularenluft eine Ausdehnung bewirken, die in der engen Kapillare wohl zur Geltung kommt<sup>1</sup>. Außerdem könnte bei erheblicher Transpiration als Folge des Kohäsionszuges eine geringe, aber fortschreitende Kompression der Gewebe den

<sup>1</sup>) Auch Vesque (1878, S. 203) dachte an diesen Faktor und prüfte seinen Einfluß in sinnreicher Weise. Er konnte bei Efeuwurzeln keinen Einfluß feststellen, bestreitet aber nicht seine Möglichkeit bei anderen Pflanzen.



Meniscus rascher wandern lassen und eine etwas zu große Wasseraufnahme vortäuschen. Ich erinnere an das Phänomen des »Rückstoßes« in den Versuchen von Renner (1912) bei Aufhebung des Kohäsionszuges, woraus dieser Forscher auf entsprechende vorherige Kompression schließt. Doch kann dieser Faktor bei längerer Versuchsdauer nicht erheblich ins Gewicht fallen.

Eine weitere Fehlerquelle soll wenigstens kurz angedeutet werden, obgleich ihr keine erhebliche Bedeutung zukommt. Selbst wenn objektiv genau gleiche Wassermengen aufgenommen und abgegeben werden, muß das Potometer bei Zimmertemperatur geringe Unterschiede anzeigen. Die Aufnahme wird ja volumetrisch bestimmt, die Abgabe hingegen gravimetrisch. Hierbei ist zu bedenken, daß das Wasser bei der höheren Temperatur eine geringere Dichte besitzt; nur bei 4° C wiegt 1 ccm genau 1 g. Je wärmer das Wasser, um so größer der Raum, den es einnimmt. Sein Gewicht beträgt nicht mehr so viel Gramm, als das Volumen angibt. Auf diesen Punkt hat schon Eberdt (1889, S. 22) hingewiesen. Ob aber die Abweichung von der von Eberdt (S. 29) für eine Versuchsdauer von 12 Stunden mit abnehmendem Tageslicht geforderten Gleichheit beider Wassermengen hierauf allein zurückzuführen ist, möchte ich bezweifeln. Denn bei stark herabgesetzter Transpiration kann nach meinen Erfahrungen mit *Zea Mays* der nachwirkende Kohäsionszug bald von aktiver Wurzelsaugung abgelöst werden. Doch schaltet dieser Faktor für unsere folgenden Versuche aus, da die Pflanzen hier, von wenigen Ausnahmen zu bestimmten Zeiten abgesehen, mit dem »normalen« Defizit arbeiten.

Allgemein ist also bezüglich der Fehlerquellen zu sagen: Es bleibt nichts übrig, als nach Möglichkeit darauf zu achten, daß Licht, relative Luftfeuchtigkeit und Temperatur während der Versuchsdauer möglichst wenig oder doch möglichst gleichmäßig schwanken. Die Fehler gleichen sich dann dadurch einigermaßen aus, daß sie (wenigstens bezüglich der Temperatur) in einem Versuch, der mit zwei verschiedenen Wässern nacheinander in gleichen Zeiten durchgeführt wird, annähernd gleich groß sind. Tatsächlich stieg in dem nach Norden gelegenen Dunkelzimmer die Temperatur infolge der Einschaltung der starken Osramlampe stets gleichmäßig langsam an.

## 2. Vorversuche. Die Frage der periodischen Änderung der Wasseraufnahme und der Einfluß des einfachen Auswechsels der Versuchslösung.

In der ersten Frage mußte darum Klarheit geschaffen werden, weil schon die aktive Wurzelsaugung nicht zu allen Tageszeiten dieselbe ist. Das zeigt uns ja die Periodizität des Blutens. Zwar läßt der geringe Betrag solcher Änderungen und ihr Fehlen bei manchen Pflanzen diesen Faktor weniger wichtig erscheinen,

zumal da die Schwankungen sich im Gesamtbetrag der Wassermenge, die durch passive Wurzelsaugung aufgenommen wird, nur sehr unerheblich äußern können. Allein gerade dieser Gesamtbetrag könnte infolge seiner Abhängigkeit von der Transpirationsgröße ebenfalls periodischen Änderungen unterworfen sein, wenn nämlich die Transpiration selbst, wie manche Forscher glauben, eine Rhythmik besitzt, die auch bei Konstanz der Außenfaktoren noch eine Zeitlang (oder vielleicht dauernd?) wirksam sein könnte. (Bezüglich der Frage der inneren Periodizität der Transpiration vgl. z. B. Kohl [1886, S. 48].)

Um gleichzeitig den Einfluß des einfachen Auswechslens der Flüssigkeit kennen zu lernen, wurde von den beiden Hauptversuchspflanzen *Zea Mays* und *Impatiens parviflora* an mehreren Individuen die Wasseraufnahme bei gleichzeitiger Ermittlung der Transpiration drei Stunden lang während jeder halben Stunde bestimmt. Darauf ließ ich die Nährlösung (oder auch dest. Wasser) durch Öffnung der Quetschhähne ausfließen, füllte sie von neuem ein und beobachtete wieder drei oder vier Stunden lang. Denn auch die mögliche Wirkung des kurzen Aufenthalts der Wurzeln im feuchten Raum anstatt in flüssigem Medium, wie er sich bei den Versuchen mit Salz- und Moorwässern beim Auswechslern der Wässer nicht vermeiden ließ, mußte bekannt sein<sup>1</sup>.

Die Versuche mit Mais wurden an einem Nordfenster bei zunächst einigermaßen konstanter, in der zweiten Hälfte jedoch stark abnehmender Helligkeit ausgeführt, dürften also eigentlich hier nicht angeführt werden; die mit *Impatiens* hingegen später bei konstanten Bedingungen. Um für die genauere Wiedergabe der entscheidenden Versuche Platz zu sparen, begnüge ich mich mit der Angabe der Ergebnisse:

Periodische Änderungen der Wasseraufnahme wurden nicht beobachtet. Im übrigen bestehen individuelle Verschiedenheiten. Eine starke Lichtabnahme am Nachmittag beeinflusste z. B. 2 Maispflanzen zur selben Zeit verschieden. Bei der einen ist mit erheblicher Hemmung der Transpiration (als Folge der Spaltenverengerung) auch die Aufnahme gegenüber vormittags stark herabgesetzt. Die andere zeigt bei nur geringer Hemmung der Transpiration völlig gleichbleibende Aufnahmegeschwindigkeit, wenn die Durchschnittswerte pro  $\frac{1}{2}$  Stunde verglichen werden.

Die Versuche mit *Impatiens* bei konstantem Licht bestätigen das Ergebnis derer mit *Zea Mays*: Die vor und nach dem Aus-

<sup>1</sup>) Wie berechtigt dieser Gedanke war, sah ich nachträglich aus Vesque (1878, S. 218/19), der den Einfluß des Aufenthaltes der Wurzeln in (feuchter) Luft prüfte und danach ein Ansteigen der Absorptionsgröße in Wasser beobachtete.

wechseln der Flüssigkeit in gleicher Weise vorhandenen Schwankungen beeinflussen den Durchschnittswert für die  $\frac{1}{2}$  Stunde nur sehr wenig und lassen keine Anzeichen einer Tagesrhythmik erkennen. Ihre Natur, insbesondere die Unregelmäßigkeiten in der Transpirationskurve (vgl. dazu die Kurven der späteren Versuche) scheinen vielmehr in einer durch die Erschütterung beim Wägen meist verursachten Beeinflussung der Spaltenweite ihre Erklärung zu finden. Denn auch Knight (1917) findet infolge der Wägung des Potometers (mit abgeschnittenen Sprossen von *Eupatorium adenophorum*) ein vorübergehendes Engerwerden der Spalten, das einige Minuten anhält. Diese Erscheinung bedarf einer vergleichenden Prüfung. Nachfolgend die Werte (in mg pro  $\frac{1}{2}$  Stde.) aus einem Versuch mit *Impatiens* vom 3. Juli 1914. Absorption vor dem Auswechseln: 40, 45, 45, 52, 57, 57; nach dem Auswechseln: 57, 55, 55, 52, 52, 62. Transpiration: 90, 80, 90, 90, 100, 90 und 110, 80, 100, 80, 90, 80.

## II. Vergleichende Untersuchung der Wasserbilanz in den verschiedenen Medien.

Es ist eine merkwürdige Tatsache, daß die Physiologie der Wasserversorgung den Beziehungen zwischen Transpiration und Absorption bislang in keiner Weise gerecht wird. Weder ist der Versuch gemacht, die quantitativen Angaben über die in einer bestimmten Zeit von der Pflanze aufgenommenen und abgegebenen Wassermengen und ihre Abhängigkeit von Außenfaktoren für die Frage der Wasserversorgung vergleichend zu verwerten, noch hat man sich, soweit ich sehe, bemüht, den Begriff der »Wasserbilanz« von physiologischen oder ökologischen Gesichtspunkten aus nach Umfang und Inhalt festzulegen.

Der Monograph der »Transpiration«, Burgerstein (1920), streift die Beziehungen lediglich aus Gründen der Methodik der Transpirationsmessung. Auch in der ausgezeichneten zusammenfassenden Darstellung von Renner (1915) im »Handwörterbuch der Naturwissenschaften« vermißt man eine Erörterung der quantitativen Beziehungen zwischen Transpiration und Absorption. Das ist angesichts der genauen Versuche von Vesque



(1878) um so mehr zu bedauern, als für eine solche Erörterung sowohl der Autor wie auch der Zusammenhang der von ihm behandelten Fragen kaum geeigneter gedacht werden können.

Die Bedeutung der Wasserbilanz für Fragen der induktiven Ökologie wird uns im theoretischen Teil noch näher beschäftigen bei der Prüfung des Problems der Entstehung einer Xeromorphie als Folge verschlechterter Wasserbilanz. Die Festlegung eines brauchbaren Begriffes der »Wasserbilanz« erforderte allerhand theoretische Vorarbeit. Da diese indes zum Teil ein Ergebnis der vergleichenden Betrachtung nachstehend angeführter und anderer Versuche ist, so mögen erst die Experimente selbst besprochen werden. Bezüglich der grundsätzlichen Beurteilung der Wasserbilanz und der Frage: »Quotient- oder Differenzbetrachtung?« muß ich auf eine später erscheinende theoretische Studie verweisen. Einiges Terminologische sei vorausgeschickt.

1. Unter dem »Bilanzquotienten« verstehe ich das Verhältnis der Transpirationsgröße des Sprosses zur Absorptionsgröße der Wurzel, also den Bruch  $\frac{T}{A}$  ( $= q$ ). Ist  $q > 1$ , herrscht »Unterbilanz«,  $= 1$ , »Herstellung der Bilanz«,  $< 1$ , »Überbilanz«; diese braucht aus naheliegenden Gründen noch nicht ins Gebiet der aktiven Wurzelsaugung zu fallen.

Um für die Veränderung der Bilanz in zwei aufeinanderfolgenden Medien einen knappen Ausdruck zu bekommen, dividiere ich stets den zweiten Bilanzquotienten als »Versuchsquotienten« durch den ersten als »Vergleichsquotienten« und bekomme so durch 2. Division einen »Verhältnisquotienten«  $\frac{q_2}{q_1}$  ( $= v$ ).  $v > 1$  gibt Verschlechterung,  $v = 1$  Gleichbleiben,  $v < 1$  Besserung der Bilanz an.

2. Eine solche Betrachtung der Zustandsänderungen der Wasserbilanz läßt die Differenz der beiden Wassermengen unberücksichtigt. Ihr als »Verhältnisbetrachtung« gesellt sich die »Differenzbetrachtung« bei. Die Werte  $T-A$  (und ev.  $A-T$ ) bedürfen als »Defizit« ( $d$ ) und ev. »Gewinn« keiner Erläuterung. Beachtung beansprucht neben diesem »absoluten Defizit« auch das Verhältnis des Defizits zur Transpirationsgröße als »relatives Defizit«  $\frac{T-A}{T}$  ( $= r$ ). Man drückt es am besten

in Prozenten der Transpirationsgröße aus. Wie bei  $v$  gibt  $\frac{r_2}{r_1}$  als »relativer Defizitquotient« die Veränderungen in aufeinanderfolgenden Medien oder Zeiten relativ an, während  $\frac{d_2}{d_1}$  als »absoluter Defizitquotient« sich nur auf die absoluten Werte von  $T-A$  bezieht.

Um einen besseren Maßstab zur Beurteilung der Veränderung im Hochmoorwasser zu bekommen, soll erst die Wasserbilanz in Nähr- und Salzlösung unter den verschiedensten Bedingungen studiert werden. Teils kann dies auf Grund älterer Arbeiten anderer Autoren geschehen, aus deren Tabellen die T- und A-Werte neu zusammengestellt und daraus die übrigen Werte nach dem unter 1. und 2. Gesagten berechnet wurden. Zum andern Teil dienen dazu eigene Versuche.

### 1. Die Bilanz in Nährlösung.

Die von einer Pflanze durch Transpiration verlorenen und gleichzeitig von den Wurzeln aufgenommenen Wassermengen wurden zum erstenmal experimentell verglichen von Vesque (1878). Er stellte zunächst den Hauptsatz auf *«L'absorption n'est pas proportionnelle à la transpiration»* (S. 101). Dieser Satz wurde aber später, wie die andauernde, berechtigte Kritik bei Burgerstein (1904, 1920) zeigt, nicht genügend beachtet, obwohl er sich auf sehr exakte Versuche stützt. Auch aus neueren Arbeiten, in denen gleichzeitig T und A bestimmt wurden (vgl. Roshardt, 1910 und Livingston, 1917), geht deutlich der Mangel einer Parallelität zwischen Transpiration und Absorption hervor. Ich kann diese Befunde nur bestätigen. Nach den Versuchen von Renner (1911) gelten sie auch für abgeschnittene Sprosse.

Die Beziehungen zwischen Transpiration und Absorption untersuchte Vesque unter folgenden Bedingungen.

- |                                                                                        |                                      |
|----------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------|
| 1. Bei mittleren atmosphärischen Bedingungen . . . . .                                 | } bei gleichbleibendem Wurzelmedium. |
| 2. In trockener Luft . . . . .                                                         |                                      |
| 3. In sehr feuchter Luft . . . . .                                                     |                                      |
| 4. Nach leichter Hemmung der Aufnahme durch Aufenthalt der Wurzeln in (feuchter) Luft. |                                      |

Nach Vesque sind unter mittleren atmosphärischen Bedingungen, die er definiert als diffuses Licht, relative Luftfeuchtigkeit 60—70<sup>0</sup>/<sub>10</sub>, beide Wassermengen einander gleich, sofern die Blätter nicht vom direkten Sonnenlicht betroffen werden, oder die Luft stark erwärmt wird.

Bei *Vicia Faba* bekam Vesque sogar oft genau dieselben Werte; ebenso später, jedoch unabhängig von ihm, Eberdt (1889, S. 10) in ähnlichen Versuchen bei einer ganzen Reihe von Pflanzen. Offenbar hängt aber der Quotient  $\frac{T}{A}$  von der Natur der Versuchspflanze ab; denn ich bekam unter »mittleren atmosphärischen Bedingungen«, d. h. bei diffusem Licht, Zimmertemperatur ca.  $15^{\circ}\text{C}$  und relativer Luftfeuchtigkeit von ca. 60% bei *Impatiens parviflora* und *Zea Mays* meist  $\frac{T}{A} > 1$ . Doch ist es wahrscheinlich, daß auch hier die Abweichungen vom Wert 1 geringer sein werden, wenn, wie bei Eberdt, 24 Stunden beobachtet wird.

Bei *Impatiens parviflora* bestimmte ich den Quotienten selbst noch bei einer relativen Luftfeuchtigkeit von 76–78% zu durchschnittlich 1,22. Dabei betrug das Defizit in % der (mäßigen) Transpirationsgröße ausgedrückt (»relatives Defizit«) durchschnittlich 5,55%. Die absoluten Werte bei vier Bestimmungen zeigten große Übereinstimmung:  $\frac{T}{A} = 1,20; 1,23; 1,23; 1,24$ . Defizit in % von T: 6,2; 5,5; 5,4; 5,1.

Das Überwiegen der Transpiration unter »normalen« Bedingungen kann sehr gering sein, braucht aber immerhin selbst bei sehr trübem Wetter noch nicht vollständig beseitigt zu sein; auch nicht bei einer nicht-hygromorphen Pflanze. Da der Wert für den einfachen Bilanzquotienten aber schon von den Änderungen des diffusen Tageslichtes erheblich beeinflusst wird, so ist es zur Beurteilung der Höhe des Wertes im Hochmoorwasser wichtig, die »Spannweite« des einfachen Quotienten in Nährlösung unter den in der Natur vorkommenden Schwankungen der Intensität des zerstreuten Tageslichtes kennen zu lernen. Ich führe einige Beispiele an.

1. Versuch<sup>1</sup>; *Zea Mays*<sub>2</sub>. 12. 3. 1914. Lufttemperatur  $15,5$  bis  $16^{\circ}\text{C}$ . Relative Luftfeuchtigkeit 61,5%.

<sup>1</sup>) Die Versuchsprotokolle weisen hier wie in allen folgenden Versuchen halbstündige Bestimmungen auf.



Zeit	Meniscus ccm	Gewicht g	Aufnahme	Abgabe	Quotient	Defizit absolut	Defizit relativ	Ver- hältnis- quotient	Besserung der Bilanz nach dem relativen Defizit
------	-----------------	--------------	----------	--------	----------	--------------------	--------------------	------------------------------	-------------------------------------------------------------

a) dauernd heller Himmel

10 <sup>00</sup>	0,015	770,65							
1 <sup>00</sup>	0,245	770,38	0,23	0,27	1,17	— 4	14,8%		

b) trüber Himmel; teilweise Regen

3 <sup>10</sup>	0,160	770,30							
6 <sup>10</sup>	0,370	770,07	0,21	0,23	1,09	— 2	8,7%	$\frac{1,09}{1,17} = 0,93$	42%

2. Versuch; Zea Mays<sub>1</sub> bei trübem Wetter. 27. März 1914.  
Hygr. 60,5—62%. Lufttemperatur 18,76—18,25° C. langsam  
abnehmend.

Zeit	Meniscus ccm	Gewicht g	Auf- nahme	Ab- gabe	Quotient	Defizit absolut	Defizit relativ
10 <sup>05</sup>	0,3125	885,34					
1 <sup>05</sup>	0,6325	884,95	0,32	0,39	1,22	— 7	17,4%

Im ersten Beispiel zeigt sich die Herabsetzung der Transpiration durch Bedeckung des Himmels als Folge der Spaltenverengung sehr schön. Auch bei *Impatiens parviflora* fand ich die Stomata so empfindlich, daß bei gewittertigem Wetter gewisse Versuche überhaupt nicht ausgeführt werden konnten.

Weiterhin sieht man, daß keine Parallelität besteht zwischen Abgabe und Aufnahme, was schon bei den Versuchen von Vesque (1878), Eberdt (1889), Ricôme (1903) und Roshardt (1910) bemerkt wird. Diesem Umstand ist es zuzuschreiben, daß im ersten Versuch mit *Zea Mays* bei b durch Herabsetzung des Defizits bei bewölktem Himmel eine Besserung der Bilanz eintritt. Diese beträgt nach dem absoluten Defizit 50%, nach dem relativen immer noch 42%. Wir wollen also für die Versuche mit Hochmoorwässern im Auge behalten, daß so erhebliche Änderungen (im umgekehrten Fall also auch Verschlechterungen) der Wasserbilanz schon durch „normale“ Beleuchtungsänderungen bei gleichbleibenden und günstigen Aufnahmebedingungen möglich sind.

Das zweite Beispiel soll nur zeigen, daß selbst bei trübem Wetter noch relativ hohe Quotienten und starke relative Defizite

vorkommen. Inwieweit Vergangenheit der Individuen und ihre Vorbehandlung bezüglich Lichtgenuß u. a. von Bedeutung sind, bliebe noch zu untersuchen. Von der Wiedergabe anderer Versuche mit Nährlösung darf ich hier absehen, zumal da bei den Vergleichsversuchen mit Salzlösung und Moorwasser immer wieder darauf zurückzukommen ist.

In sehr trockener Luft (über  $\text{H}_2\text{SO}_4$ ) bekam Vesque sehr hohe Quotienten: 1,5; 2,14; 6.

Bei  $\frac{T}{A} = \frac{150}{70} = 2,14$  beträgt die Differenz 53,3% der Transpiration. Dabei waren die Blätter schon teilweise welk. Bei  $\frac{T}{A} = \frac{180}{30} = 6$  fand Vesque bei *Vicia Faba* alle Blätter welk und auch den Sproß hängend. Das relative Defizit betrug 83,3%.

In sehr feuchter Luft ermittelte derselbe Forscher Quotienten von der Höhe 0,80 und 0,60. Der zweite und dritte Versuch auf S. 216/17 seiner Abhandlung hat für unsere Frage besondere Bedeutung. Beide Versuche folgen unmittelbar aufeinander unter Benutzung derselben Pflanze und liefern eine direkte Bestätigung des Ergebnisses unseres ersten Versuches über den Einfluß der Bewölkung auf die Wasserbilanz.

Versuch *Vicia Faba* in sehr feuchter Luft; nach Vesque zusammengestellt und aus seinen Werten berechnet.

Zeit	Aufnahme	Abgabe	Quotient	Differenz absolut	Differenz relativ	Verhältnisquotient	Besserung der (Über-)Bilanz nach dem relativen Gewinn
2 <sup>05</sup> —3 <sup>35</sup>	0,150	0,120	0,80	+ 30	25 %	0,75	166,64 %
3 <sup>35</sup> —5 <sup>00</sup>	0,100	0,060	0,60	+ 40	66,66 %		

Auch hier wird durch relativ stärkere Hemmung der Transpiration die Bilanz erheblich gebessert. Die Tatsache, daß in unserem Versuch (mit *Zea Mays*<sub>2</sub>) die Differenz zwischen T und A als Verlust sich aus  $T - A$ , bei Vesque dagegen als Gewinn aus  $A - T$  ergibt, bedingt natürlich das gegenteilige Verhalten der Änderung der prozentualen Differenz.

Um besonders kleine Quotienten zu erhalten, braucht man nur dafür zu sorgen, daß die von der Transpiration ausgehende Saugkraft sich als potentielle Energie in der Wurzel aufspeichert. »Si la succion produite par la transpiration n'est pas en même temps comblée par l'absorption, il est évident, que cet effet doit se conserver, s'accumuler dans la plante«

(Vesque, S. 218). Da aber die von Vesque mittels kurzem Aufenthalt der Wurzeln in Luft hergestellten Bedingungen in ihrer Wirkung mit denen übereinstimmen, die man nach Beseitigung eines vorher wirksamen Osmotikums findet, und da diese gleich besprochen werden, so begnüge ich mich mit der Angabe der Vesqueschen Quotienten: 0,24; 0,45; 0,55.

Die interessanten und exakten Versuche von Vesque weisen eine empfindliche Lücke auf: Es fehlt der Einfluß der Hemmung der Wasseraufnahme bei gleichbleibenden Transpirationsbedingungen, wie ja überhaupt dieser Forscher im wesentlichen die Änderung der Bilanz untersucht, die durch den Wechsel der Transpirationsgröße bedingt wird. So kommt es, daß er nicht auch umgekehrt den Einfluß der Wurzeltätigkeit auf die Abgabe des Wassers prüft.

Gerade diese Frage beansprucht aber ein besonderes physiologisches Interesse hinsichtlich der Wasserversorgung der Pflanzen. Abgesehen von ökologischen Problemen ist sie für die Frage der Proportionalität und gegenseitigen Abhängigkeit von Abgabe und Aufnahme bedeutungsvoll. Es ist also zu untersuchen, wie sich die (niedrige) Transpirationsgröße nach Beseitigung einer Hemmung der Wasseraufnahme unter gleichbleibenden atmosphärischen Bedingungen mit der rasch ansteigenden Absorptionsgröße ändert. Gegenüber Vesques Versuchen, dem es keineswegs auf eine vergleichende Prüfung von Bilanzänderungen ankam, erforderte unsere Fragestellung Vergleichsversuche *ceteris paribus* mit Änderung der Aufnahmebedingungen. Dabei war es wichtig, nicht wie bei Vesque bloß Gesamtergebnisse für einen mehr oder minder langen Zeitraum zu bekommen; vielmehr konnten nur wiederholte Bilanzbestimmungen in relativ kurzen Zeiträumen ein klares Bild vom Verlauf der Änderungen vermitteln. Von solchen Versuchen ist im folgenden zu berichten.

## 2. Die Bilanz in Salzlösung.

### a) Diskussion der Versuche von Ricôme.

Der Einfluß einer osmotisch wirksamen Salzlösung auf die Wasserbilanz wurde von Ricôme (1903) bei *Vicia Faba* und



*Ricinus* studiert. Ihm verdanken wir vergleichende Versuche mit normaler Knopscher und gesalzener Nährlösung (Zusatz von 1 % NaCl zu Knop), die nur dadurch an Wert einbüßen, daß die experimentellen Angaben und Daten etwas dürftig sind.

Die in 24 oder 36 Stunden erfolgte Wasseraufnahme aus Knop + 1 % NaCl ist gegenüber reiner Nährlösung herabgesetzt; leider erfahren wir nicht, wie stark. Da auch von der Transpiration nur angegeben ist, sie sei »à peine influencée au début« (S. 141), so kann man sich kein quantitatives Bild von der Änderung der Bilanz machen. Doch die weiteren Angaben sind gerade ausreichend zur groben Beurteilung der Bilanzänderungen — vorausgesetzt, daß die Versuche methodisch einwandfrei sind, worüber wir in der kurzen Mitteilung nichts erfahren.

Das rascher anwachsende Mißverhältnis in der gesalzenen Nährlösung setzt die volle Turgeszenz des Sprosses leicht herab. Das weitere Ergebnis hängt dann davon ab, ob Licht oder Dunkelheit einwirken<sup>1</sup>.

Nach Ricôme läßt die fortschreitende Transpiration bei gleichzeitiger Hemmung der Wurzeltätigkeit den Sproß im Licht »bald« welk werden, während der Aufenthalt im Dunkeln und nicht zu trockener Luft das Mißverhältnis offenbar langsam verkleinert. Dasselbe wird auch nach einer bestimmten Zeit unter normalen und gleichbleibenden Transpirationsbedingungen durch Herabsetzung der Abgabe erreicht. Die Frage, ob die Hemmung der Transpiration durch direkte Beeinflussung der Blätter hervorgerufen wird oder als mechanische Folge der ungenügenden Zufuhr, beantwortet Ricôme bei den Salzpflanzen *Malcomia maritima* und *Alyssum maritimum* dahin, daß das Salz, wenn es in den Geweben enthalten sei, die Transpirationsgröße nur unerheblich vermindere.

Für die von Salzboden in Nährlösung übergesetzten Halophyten verdanken wir Ricôme Angaben, die es erlauben, die Bilanz quantitativ zu bestimmen und zwar vergleichend für normale und gesalzene Nährlösung. Nach Ricôme berechnet

#### 1. Knop

a) Tag; b) Nacht.

$$a) \frac{T}{A} = \frac{83}{66} = 1,26. \quad \text{Differenz } - 17; \text{ relatives Defizit } 20,5 \, \%.$$

$$b) \frac{T}{A} = \frac{55}{58} = 0,95. \quad \text{Differenz } + 3; \text{ relativer Gewinn } 5,5 \, \%.$$

<sup>1</sup>) Dabei muß unentschieden bleiben, ob Tag und Nacht sich lediglich durch den Helligkeitsunterschied oder auch durch gleichsinnig wirkenden Unterschied der Temperaturniedrigung und damit der relativen Luftfeuchtigkeit ausgezeichnet haben; wahrscheinlich ist auch das letztere der Fall gewesen.

2. Knop + 1 % NaCl.

a) Tag; b) Nacht.

a)  $\frac{T}{A} = \frac{59}{35} = 1,69$ . Differenz — 24; relatives Defizit 40,7 %.

b)  $\frac{T}{A} = \frac{27}{30} = 0,90$ . Differenz + 3; relativer Gewinn 11,1 %.

Aus diesen Werten bekommt man die untenstehenden Bilanzquotienten  $v$  und  $r$ <sup>1</sup> und die prozentuale Besserung oder Verschlechterung der Bilanz.

a) Vergleich zwischen normaler und gesalzener Nährlösung am Tage:

$$v = \frac{1,69}{1,26} = 1,34; r = \frac{40,7}{20,5} = 1,99; \text{ Verschlechterung der Bilanz}$$

(nach  $r$ ) 99 %.

b) Vergleich zwischen normaler und gesalzener Nährlösung bei Nacht:

$$v = \frac{0,90}{0,95} = 0,95; r = \frac{11,1}{5,5} = 2,02; \text{ Besserung der Bilanz}$$

(nach  $r$ ) 102 %.

Während der Nacht ist zwar die absolute Höhe der Überbilanz auch in der gesalzenen Lösung gleich geblieben. Durch Herabsetzung des gesamten Wasserverkehrs auf etwa die Hälfte des Betrags in Nährlösung ist aber der relative Gewinn auf das Doppelte gestiegen. Der Verschlechterung der Bilanz durch Salzzusatz am Tage steht also eine ebenso starke Besserung in der Nacht gegenüber.

Den Ricômeschen Versuchen haften zwei empfindliche Mängel an. 1. Es wurde nicht mit ein und derselben Pflanze gearbeitet, sondern mit verschiedenen Individuen. Diese zeigen, wie Ricôme selbst angibt, individuelle Verschiedenheiten. Die Größe des hierdurch möglichen Fehlers ist nicht abzuschätzen. 2. Das Experimentieren mit verschiedenen Individuen erfordert bei Ermittlung der Transpiration stets eine Reduktion der Ergebnisse auf eine Vergleichseinheit. Als solche werden gewöhnlich Oberflächen- oder Gewichtseinheit verwendet. Wählt man, wie Ricôme, die Gewichtseinheit, so erheben sich aber gegen die

<sup>1</sup>)  $v$  als Verhältnisquotienten;  $r$  als Quotienten der relativen Differenz (vgl. dazu S. 106).

Reduktion auf 1 g Frischgewicht<sup>1</sup> Bedenken. Denn bei gleichem Frischgewicht kann der Wassergehalt der Vergleichspflanze sehr verschieden gewesen sein. Das kann die Ergebnisse unter Umständen erheblich stören.

Weiterhin werden wir ganz im unklaren gelassen über den Verlauf der Verschlechterung unmittelbar nach Einsetzen der Hemmung, ebenso über Lage und Bilanzverhältnisse des kritischen Punktes des Welkwerdens<sup>2</sup> und über den allmählichen Ausgleich des Mißverhältnisses. Alle diese Fragen erfordern ein Arbeiten mit ein und derselben Pflanze, die nur kurze Zeit in Nährlösung auf ihre Bilanz geprüft und dann einige Stunden lang in der Salzlösung beobachtet wird. Solche Versuche habe ich ursprünglich nur zum Zweck der Kenntnis der Wasseraufnahme ausgeführt. Diese Seite der Frage kann rasch erledigt werden.

#### b) Eigene Versuche.

In ähnlicher Weise wie bei der Begründung der Guttationsmethode waren solche Versuche einmal nötig, um zu sehen, wie stark sich der Einfluß hemmender Agentien in der Aufnahmegeschwindigkeit äußerte. Sodann aber, um zu prüfen, in welchem Maß sich ihr Einfluß auch auf die Transpiration erstreckte.

Über den ersten Punkt sind wir durch die Versuche Renners (1912) gut unterrichtet. Die Verbindung des Potometers mit der Transpirationsmessung war aber dort infolge der Konstruktion des Apparates nicht möglich und wurde gar nicht angestrebt. Hier war sie von erheblichem theoretischen Interesse.

#### a) Schwache osmotische Hemmung.

Aus Gründen, die mit Bilanzfragen nicht unmittelbar zusammenhängen, wurde Kalziumchlorid als Salz verwendet. Da die Ricômesche Dosis von 1% NaCl zu Knop schon relativ

<sup>1</sup>) Anders kann ich die Angabe auf S. 141 nicht verstehen: »Les resultats ont été ramenés à l'unité de poids de la plante, d'après le poids initial.«

<sup>2</sup>) Über die Bilanzverhältnisse zur Zeit des »incipient drying« unter »normalen« Verhältnissen, d. h. in Nährlösung ohne osmotische Hemmung, belehrte uns neuerdings Livingston (1917).



stark ist, begann ich mit einem Zusatz von 0,1%  $\text{CaCl}_2$ . Die Ergebnisse zweier Versuche sind in gekürzter Form mit ihren Durchschnittswerten pro  $\frac{1}{2}$  Stunde wiedergegeben. Die Versuchsprotokolle weisen halbstündige Angaben auf. Versuchspflanzen *Impatiens parviflora*.

Versuch *Impatiens* p. 5; 18. Juni 1914. Dunkelzimmer mit Deckenlicht, Osramlampe 1000 Kerzen, Hygr. 78–76%. Temperatur in Knop: 19,75–20,25° C; in Knop + 1%  $\text{CaCl}_2$ : 21–21,5° C. Drei Stunden in Knop, dann ebensolange in  $\text{CaCl}_2$ . Die T- und A-Werte in Milligrammen<sup>1</sup>.

$$1. \frac{T}{A} = \frac{128,5}{104,6} = 1,23; \frac{T}{A} = \frac{128,3}{103,3} = 1,24; v = \frac{1,24}{1,23} = 1,01.$$

Def. — 23,9; relat. Def. 18,59%; Def. — 25,0; relat. Def. = 19,48%.

Ein weiterer Versuch mit einer zweiten Pflanze, der am selben Tage zur selben Zeit<sup>2</sup> und unter gleichen Bedingungen ausgeführt wurde, ergab folgende Werte:

$$2. \frac{T}{A} = \frac{130,0}{108,7} = 1,20; \frac{T}{A} = \frac{136,6}{111,2} = 1,23; v = \frac{1,23}{1,20} = 1,03$$

Def. — 21,3; relat. Def. 16,38%; Def. — 25,4; relat. Def. 18,52%.

In der schwach gesalzenen Nährlösung macht sich entweder gar keine Hemmung bemerkbar, oder es ist erst nach Einwirkung der Lösung über Nacht am folgenden Morgen eine Hemmung des gesamten Wasserverkehrs, also auch der Transpiration eingetreten. Ähnlich ist es bei einer schwachen Säuerung mit HCl. Doch braucht auch hier selbst nach 18 stündiger Einwirkung die Wasseraufnahme noch nicht gehemmt zu sein.

Nach längerer Einwirkung des Salzes finden wir im ersten Versuch die Bilanz am folgenden Tage kaum verändert, obwohl der gesamte Wasserverkehr erheblich gesunken ist. Während das relative Defizit in Nährlösung 18,59%, der Transpiration, in Salzlösung nach 3 Stunden erst 19,48% beträgt, ist es am folgenden Tage wieder auf 17,39% gefallen.

Die 0,1proz. = 0,009 molige Dosis des Salzes wirkt bei verschiedenen Individuen sehr verschieden. Daß individuelle Verschiedenheiten hier leicht störend wirken, ist um so verständ-

<sup>1</sup>) Dies gilt für alle folgenden Versuche, wenn nichts anderes angegeben.

<sup>2</sup>) Halbstündige Messungen und Wägungen je 5 Minuten nach denen von Versuch 1.

licher, als ja die osmotische Hemmung nur sehr schwach ist. Durch stärkere osmotische Hemmung werden die individuellen Verschiedenheiten leichter ausgeglichen. Aus physikalischen Gründen wird sich eine starke Änderung des Saugkraftgefälles der Medien viel gleichmäßiger äußern. Das ist ja in Fragen der Wasserversorgung, wobei wir es vielfach mit Kräften zu tun haben, für die der Organismus „nur das Substrat für das Geschehen ist“ (Pfeffer) leicht anders als bei reizphysiologischen Experimenten, wo den Individuen physikalisch meist noch ein erheblicher Spielraum gelassen ist.

### β) Starke osmotische Hemmung.

Sehr interessant ist der Verlauf der Bilanzänderung bei starker osmotischer Hemmung mit 1% = 0,09 GM  $\text{CaCl}_2$  in einem Versuch *Impatiens p<sub>7</sub>* vom 22. Juni 1914.

Da ich den Eintritt der Hemmung der Aufnahme bei den Guttationsversuchen (1920) unmittelbar nach Zugabe der Lösung fand, und Renner (1912) ihn bei transpirierenden Pflanzen schon wenige Minuten nach Einwirkung der Salzlösung feststellte, kam es hier nicht so sehr auf den Zeitpunkt als auf die genaue Ermittlung der Größe der Hemmung im Vergleich zur Transpirationsgröße an. Daher wurde die erste Ablesung erst  $\frac{1}{2}$  Stunde nach Auswechslung der Lösungen vorgenommen, um Fehler zu vermeiden, die sich im Anfang, bei noch nicht ausgeglichener Temperatur, unmittelbar nach Füllung des Apparates ergeben haben würden.

In der folgenden Tabelle wird jeder Zustand auf den vorherigen bezogen.

$\frac{T}{A}$	Defizit absolut	Defizit relativ	Absoluter Differenzquotient	Prozentuale Änderung der absoluten Differenz	Prozentuale Änderung der Bilanz nach dem relativen Defizit	Bemerkungen
150,0 : 140,0 = 1,07	— 10	6,6 %				mittlere Vergleichsbilanz im Nährlösung pro $\frac{1}{2}$ Std.
90 : 30 = 3	— 60	66,66 %	60 : 10 = 6	Vergrößerung um 500 %	Verschlechterung um 910 %	Bilanz in den ersten beid. halb. Std. nach Beginn d. Hemmung.
70 : 22,5 = 3,11	— 47,5	67,9 %	47,5 : 60 = 0,79	Verkleinerung um 21 %	Verschlechterung um 1,86 %	3. halbe Std.
30 : 22,5 = 1,33	— 7,5	25 %	7,5 : 47,5 = 0,16	Verkleinerung um 84 %	Verbesserung um 63,19 %	4. halbe Std.
30 : 10 = 3	— 20	66,66 %	20 : 7,5 = 2,66	Vergrößerung um 166,66 %	Verschlechterung um 166,66 %	5. halbe Std.
30 : 7,5 = 4	— 22,5	75 %	22,5 : 20 = 1,12	Vergrößerung um 12,5 %	Verschlechterung um 12,51 %	7. halbe Std.
40 : 2,5 = 16	— 37,5	93,8 %	37,5 : 22,5 = 1,66	Vergrößerung um 66,66 %	Verschlechterung um 25,06 %	35. halbe Std. am folg. Morgen

Was schon die Tabelle bei aufmerksamer Betrachtung zeigt, tritt in der Kurve 1 deutlicher hervor. Die Hemmung der Aufnahme eilt derjenigen der Abgabe voraus. Dieses raschere Fallen der Aufnahmekurve ist zu Beginn der Hemmung am stärksten, um nach etwa einer Stunde langsamer zu werden. Erst später tritt noch weiteres Fallen ein, wenn die Transpirationskurve schon auf einer konstanten (niedrigen) Höhe angelangt ist. Trotz dem «Nachhinken» ist aber das relativ rasche Fallen der Transpiration bei gleichbleibenden atmosphärischen Bedingungen, lediglich als Folge gehemmter Zufuhr, merkwürdig. Ich war jedenfalls trotz Bekanntschaft mit den alten Sachs'schen Versuchen (1859) mit Topfpflanzen erstaunt zu sehen, wie eng die Transpiration an eine bestimmte Zustromgeschwindigkeit gebunden ist<sup>1</sup>.

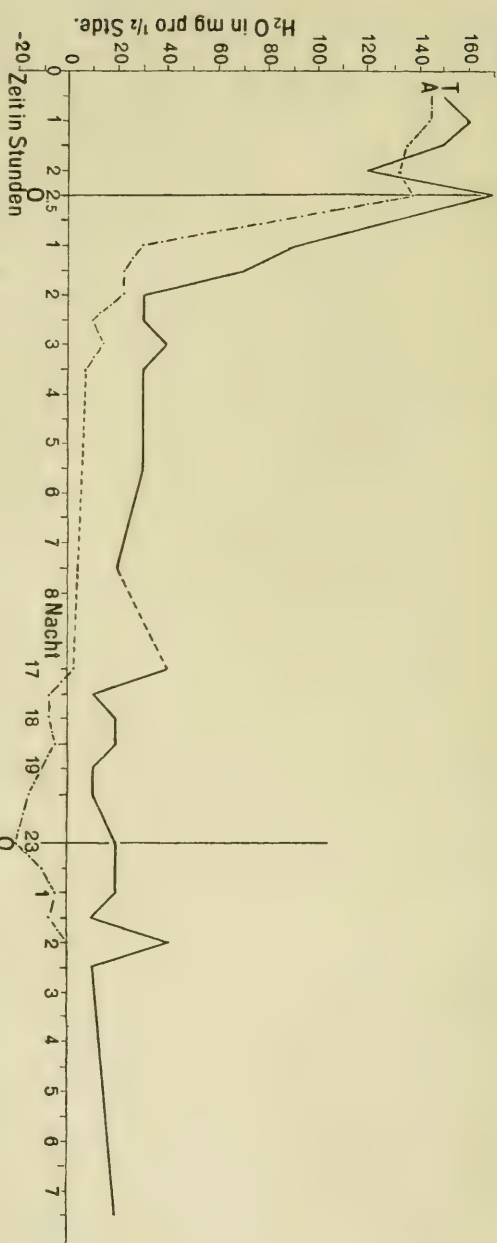
Es entsteht daraus der weiteren Transpirationsforschung die interessante Frage, ob dieser raschen Hemmung der Wasserabgabe bei Pflanzen mit schließfähigen Spaltöffnungen unter allen Umständen eine Schließbewegung der Stomata vorausgeht, oder ob die Hemmung allein infolge des abnehmenden Wassergehaltes der inneren transpirierenden Oberfläche möglich ist. Es wird wohl beides zusammenwirken.

Aus der Kurve ist zu sehen, daß die Herabsetzung der Wasserabgabe in der starken Salzlösung zunächst lediglich eine Folge der gehemmten Zufuhr ist, nicht einer direkten Beeinflussung der Stomata, wie man im Anschluß an die bekannten Stahl'schen Versuche (1894, S. 134) vielleicht denken könnte.

Eine unmittelbare Folge des verschiedenen Verhaltens der Aufnahme und Abgabe ist die Veränderung des Defizits. Der erste Erfolg von großer physiologischer Bedeutung ist das außerordentliche Ansteigen des Defizits. Während es in Nährlösung durchschnittlich nur 6,6 % betrug und sich damit auf einer Höhe hielt, die wir bei unserer Versuchspflanze für mittlere Bedingungen als «normal» kennen lernten, steigt es in der ersten Stunde, absolut genommen, um 500 %, nämlich auf

<sup>1</sup>) Vielleicht darf in dem raschen Fallen der Transpirationskurve bei Abtötung einer Stengelpartie in einem Versuch mit *Arum maculatum* bei Roshardt (1910, p. 352) ein Analogon zu unserem Befund erblickt werden.





Kurve I. *Impatiens parviflora*. Dunkelzimmer mit konstantem Licht. 2,5 Stunden Nährlösung, danach Zusatz von 1% (= ca. 0,09 GM) CaCl<sub>2</sub>. Nach 3,5 Stunden Dunkelheit bis zur 17. Stunde; hierauf während 13,5 Stunden Licht. Nach 23 stündigem Aufenthalt in der Salzlösung Erneuerung des Wurzelmediums.

— 60, was bei dem herabgesetzten Wasserverkehr  $\frac{1}{3}$  der gesamten Transpirationsgröße ausmacht. Aus der Vergrößerung des relativen Defizits ergibt sich eine Verschlechterung der Bilanz um 910 %. Dann äußert sich das relativ raschere Fallen der (nachhinkenden) Transpirationsgröße im raschen Ausgleich des Mißverhältnisses. Dies hat zur Folge, daß das Defizit in der vierten halben Stunde nach Beginn der osmotischen Hemmung sogar etwas geringer ist als in Nährlösung. Insofern könnte man also von der Salzlösung behaupten, sie habe die Bilanz der Pflanze zu dieser Zeit gegenüber Nährlösung um 25 % gebessert. Allein es ist einmal wasserökonomisch wertlos, irgendeinen Zustand auf einen weit zurückliegenden zu beziehen, wenn zwischen beiden die schwerwiegendsten Veränderungen stattgefunden haben und weiterhin sich noch verstärken. Außerdem beträgt ja das (absolut genommen zwar geringere) Defizit im Gegensatz zur Nährlösung in der Salzlösung noch immer  $\frac{1}{4}$  der Transpirationsgröße. Die Bilanz ist also immer noch fast viermal schlechter als in Nährlösung.

Davon ganz abgesehen, hat aber die kurze Dauer des gefährlich hohen Defizites genügt, um schon nach etwa einer Stunde Welken herbeizuführen. Das ist noch verständlicher, wenn man bedenkt, daß in der ersten halben Stunde, noch mehr in den ersten 10 Minuten, das Defizit natürlich wesentlich höher als — 60 gewesen sein muß. Denn aus der Tatsache, daß die Transpiration oft sogar noch nach einer Stunde nachhinkt, und in Anbetracht der anfangs stärksten Hemmung der Aufnahme darf auf ein sofortiges Defizit von mindestens — 100 geschlossen werden. Das würde bei noch nicht gehemmter Transpiration in den ersten Minuten ein relatives Defizit von 66,66 % ergeben, wie wir es als Durchschnitt in der ersten Stunde bei schon erheblich herabgesetztem Wasserverkehr noch finden. Das absolute Defizit wird allerdings ziemlich rasch verringert: denn seine Schaffung ist ja zugleich die Ursache der möglichst raschen Beseitigung; es führt mit mechanischer Notwendigkeit zu einer Hemmung der Transpiration. Ich betone dies ausdrücklich, weil hier durchaus keine zweckmäßige Reaktion im Sinne der extremen Teleologen vorzuliegen

braucht. Womit natürlich durchaus nicht bezweifelt sei, daß diese Reaktion für den Organismus sehr vorteilhaft, »nutzmäßig« ist.

Daß die Pflanze nach 7,5 Stunden wieder turgeszent wird, braucht nicht unbedingt daran zu liegen, daß die Wurzeln wieder mehr Wasser bekamen. Wir kommen gleich darauf zurück.

Zwar deuten Beobachtungen im Dunkeln bei relativ konstanter und niedriger Transpiration darauf hin, daß auch der Gesamtwassergehalt gestiegen sei. Doch will ich hierüber keine näheren Angaben machen, da gerade in diesem Versuch das Ausdrehen der Lampe nach  $3\frac{1}{2}$  Stunden die Temperatur in Zeit von 2 Stunden um  $1,5^{\circ}\text{C}$  fallen ließ. Dies ist eine sehr starke Fehlerquelle und muß am Potometer eine zu große Wasseraufnahme vorgetäuscht haben.

Nach längerer Einwirkung wird der Quotient, wenn jegliche Wasseraufnahme unterbleibt, unendlich groß. Dabei hält sich die Transpiration gleichmäßig auf einer sehr geringen Höhe, die offenbar durch den Grad des Spaltenschlusses oder — bei unvollkommenem Spaltenschluß — durch die Abnahme des Wassergehaltes der inneren transpirierenden Fläche (vgl. Knight, 1917) und durch den selbst bei der Schattenpflanze *Impatiens parviflora* immer noch sehr wirksamen Schutz der Kutikula bedingt wird.

So ist am folgenden Tag bei völlig unterbundener Wasseraufnahme und geringer Exosmose<sup>1</sup> nicht einmal der Übergang von Dunkelheit in helles Licht imstande, die Transpiration zu steigern. Das ist um so merkwürdiger, als die Pflanze wieder turgeszent ist. Es scheint aber die vollständige Hemmung der Zufuhr auch das Maß der Abgabe mit oder ohne Spaltenschluß vermöge des »incipient drying« (Livingston) dauernd auf einer geringen Höhe konstant zu erhalten. Offenbar sind in solchem Zustand, der äußerlich von dem der Turgeszenz bei normalem Wasserverkehr kaum zu unterscheiden ist, die

<sup>1</sup>) Es könnte erstaunlich sein, daß eine nur etwa 0,1 molige Lösung sogar Exosmose des Wassers bedingt. Allein diese Lösung ist nach Maßgabe des isotonischen Koeffizienten von Kalziumchlorid infolge anderer Dissoziation erheblich wirksamer als eine äquimolekulare Kaliumchloridlösung. Doch kann sie schon wasserentziehend wirken, ohne daß sie deshalb hypertonisch gewesen sein müßte. Darüber habe ich mich an anderer Stelle (Montfort, 1920, S. 503 ff.) eingehend ausgesprochen. Leider ist eine Prüfung dieser Frage bei Ausführung der Versuche infolge Unkenntnis der Saugkraft- und Dampfdruckverhältnisse unterblieben.



Bewegungen der Schließzellen stark gehemmt, sei es nun, daß sie den Licht-Reiz nicht mehr perzipieren können, sei es, daß ganz allgemein die Mechanik gestört ist. Wie wirksam aber dann vollständiger Spaltenschluß gerade bei *Impatiens parviflora* trotz seines hygromorphen Blattcharakters ist, lehrt jeder einfache Versuch mit Kobaltpapier.

Die Tatsache der, wenn auch geringen, fortdauernden Wasserabgabe läßt die Wiederherstellung und Erhaltung der Turgeszenz nach anfänglichem Welken und noch völlig unterbundener Wurzeltätigkeit physiologisch zunächst unverständlich erscheinen.

Für dieses Verhalten glaube ich eine Erklärung in der mir auch sonst von *Impatiens* bekannten Erscheinung des «Déplacements» des Wassers zu finden, also in der Wasserverschiebung von den Stellen geringerer zu denen stärkerer Saugkraft. (Vgl. Burgerstein 1904 und 1920 S. 217). Zwar sollte man meinen, es müßten dann in wasserentziehenden Lösungen die Wurzeln alles Wasser aus der Pflanze an sich reißen. Allein es dürfte doch möglich sein, daß gleichzeitig auch Wasser von den saftreichen unteren Stengelteilen zu den (unmerklich oder sichtlich) angewelkten Blättern transportiert wird, deren Saugkräfte sehr erheblich sein müssen. Es müßte dann im Sproß (oder in der Wurzel) irgendwo eine Stelle geben, an der die beiden entgegengesetzten Zugkräfte aneinanderstoßen.

Die Kurve 2 zeigt im wesentlichen denselben Verlauf der Bilanzänderung. Doch bringt ein unauffälliger Unterschied gegenüber der eben besprochenen ein wesentlich verschiedenes Verhalten der Pflanze zum Ausdruck. Obwohl zur selben Zeit denselben Bedingungen ausgesetzt, tritt bei *Impatiens 5* während des gesamten Hemmungsverlaufs kein Welken ein.

Ein Blick auf die Kurve zeigt, daß auch hier die Transpiration langsam «nachhinkt». Allein die Absorptionskurve verläuft anders als im ersten Versuch. Das hat für die Bilanz eine sehr wichtige Folge, wie sich aus nachstehenden Werten ergibt.

$\frac{T}{A}$	Defizit absolut	Defizit relativ	Absoluter Differenz-quotient	Prozentuale Änderung der absoluten Differenz	Prozentuale Änderung der Bilanz nach dem relativen Defizit	Bemerkungen
$136,0 : 122,5 = 1,11$	— 13,5	9,92 %				mittlere Vergleichsbilanz in Nährlösung pro $\frac{1}{2}$ Std.
$80 : 45 = 1,77$	— 35	43,75 %	2,59	Vergrößerung um 159 %	Verschlechterung um 341,03 %	Bilanz in den beiden erst. halb. Std. nach Beginn d. Hemmung 3. halbe Std.
$70 : 42,5 = 1,65$	— 27,5	39,29 %	0,786	Verringerung um 21,4 %	Besserung um 10,20 %	
$50 : 30 = 1,66$	— 20	40 %	0,727	Verringerung um 21,3 %	Verschlechterung um 1,81 %	4. halbe Std.
$50 : 10 = 5$	— 40	80 %	2	Vergrößerung um 100 %	Verschlechterung um 100 %	5. halbe Std.
$20 : 15 = 1,33$	— 5	25 %	0,125	Verringerung um 87,5 %	Besserung um 68,75 %	6. halbe Std.

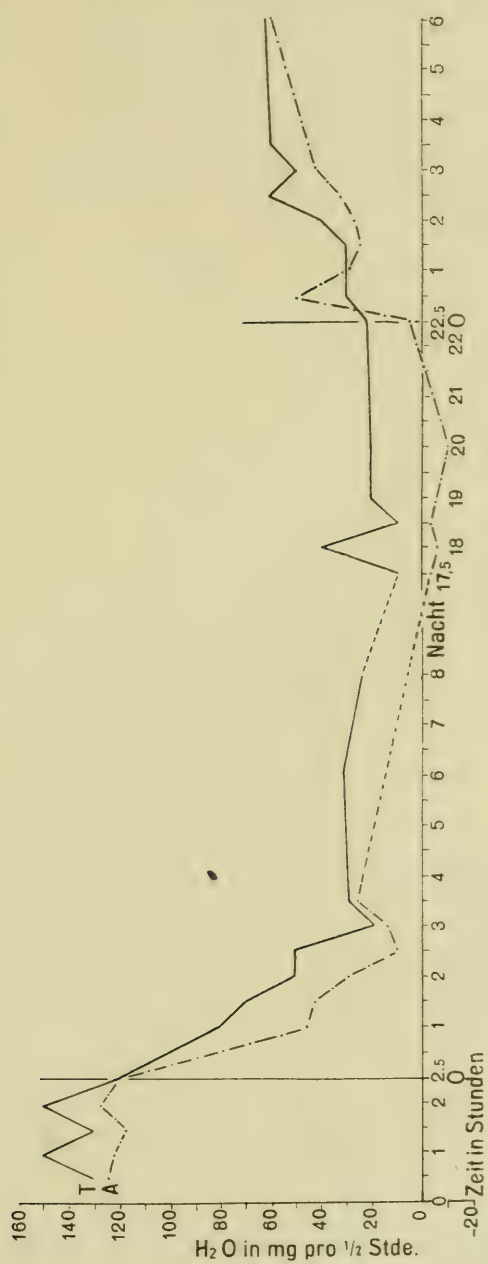
Die beiden Kurven zeigen also trotz ihrer Ähnlichkeit wesentliche physiologische Unterschiede an. Die maximale Vergrößerung des absoluten Defizites in der ersten Stunde nach Beginn der osmotischen Hemmung beträgt bei *Impatiens* 5 bloß 159 % (gegenüber 500 % beim ersten Versuch!) und die prozentuale Verschlechterung der Bilanz nach dem relativen Defizit bloß 341 % (gegenüber 910 %!). Das rührt daher, daß die Aufnahmekurve im Verhältnisse zur Abgabekurve weniger steil fällt als im vorigen Versuch. Es kann nicht mehr zur Schaffung eines starken Defizits kommen; dazu sind nur die ersten beiden halben Stunden günstig. Der Unterschied offenbart sich darin, daß die Pflanze dauernd turgeszent bleibt.

Übrigens würde auch ein leichtes Anwelken vermutlich schon nach 3 Stunden wieder ausgeglichen worden sein; denn wir sehen, daß die Aufnahme von der fünften halben Stunde an wieder etwas ansteigt. Das Defizit wird dann fast vollständig beseitigt. Ob danach »Überbilanz« eintrat, wage ich aus dem oben (bei Versuch S. 120) angeführten Grunde nicht zu entscheiden.

### 7) Ausgleich der starken Unterbilanz nach Beseitigung der Hemmung.

Sehr interessant gestaltet sich der Bilanzausgleich nach Vertausch der Salzlösung durch Nährlösung in dem Versuch  $J_5$  vom 23. 6. 14. (vgl. die Kuve 2).

Das Emporschnellen der Aufnahme greift anfangs erheblich über das Maß der Transpiration hinaus.



Kurve 2. *Impatiens parviflora*. Verhältnisse wie bei Kurve 1, doch nach 22,5 Stunden Ersatz der Salzlösung durch Nährlösung.



Dann folgt wieder ein leichter Abfall, der von einem allmählichen Anstieg abgelöst wird. Das Anwachsen der Aufnahmegeschwindigkeit ist zwar keine eigentlich »aktive« Wurzel-saugung; denn noch muß ja bei fortdauernder Transpiration und relativ geringem Wassergehalt der Blätter infolge der zuvor gehemmten Zufuhr auch in der Wurzel ein starkes hydrostatisches Potential herrschen. Allein dieses arbeitet jetzt bei Konstanz der Transpirationsbedingungen und seine eigene Wirkung ist zugleich die Ursache des Anstieges auch der Transpirationsgröße, während die atmosphärischen Bedingungen für diesen Anstieg keine Voraussetzungen bieten. Denn sie sind gleich geblieben und vermöchten für sich allein, wie der Versuch *Impatiens* p. 7 und die Kurve 1 zeigen, jenes Maß der Transpiration nicht einmal gegenüber der Dunkelheit zu vergrößern; vgl. S. 120.

Hier zeigt sich also mit genügender Deutlichkeit, wie stark die in größeren Zeitabschnitten so eng befundene Proportionalität zwischen Transpiration und Wasseraufnahme in kurzen Zeiträumen gestört und wie die gewöhnlich erkannte Abhängigkeit dieser von jener auch völlig umgekehrt sein kann.

Der Verlauf der Absorptionskurve kann schon aus den Rennerschen Versuchen (1912) abgeleitet werden. Da man aber bisher nicht wußte, wie sich zu gleicher Zeit die Transpiration verhält, will ich hierauf noch etwas näher eingehen.

Man sieht an der Kurve sehr schön, wie die vorher stundenlang auf der durchschnittlichen Höhe von 20 mg pro halbe Stunde niedergehaltene Transpirationsgröße von der jäh empor-schnellenden Aufnahme gleichsam emporgerissen wird. Da aber die unter bestimmten Bedingungen durch Transpiration abgegebene Wassermenge *ceteris paribus* vom Gefälle der Dampfspannung in Luft und Pflanze abhängt, so ist der Erfolg wohl nicht anders denkbar, als daß rasch ein höheres Dampfdruckgefälle in den Blättern, also letzten Endes zwischen Epidermis und Atmosphäre zustande kommt. Da dies in unserem Falle offenbar nur durch Öffnung der Stomata möglich ist — sofern das vorherige rasche Anwelken die Schließbewegungen nicht gehemmt hat —, so darf aus der direkten Transpirationsbestimmung vielleicht mit derselben relativen Sicherheit auf

Öffnung der Stomata geschlossen werden, wie aus entsprechenden Befunden mit Kobaltpapier; diese fehlen mir leider hier.

Zugleich wäre aber der interessante Nachweis erbracht, daß erhöhte Wasserzufuhr von den Wurzeln her trotz gleichbleibenden atmosphärischen Bedingungen die Schließzellen rascher zu Öffnungsbewegungen veranlaßt als eine (normal sehr wirk-same) Verstärkung der Beleuchtung bei gleichbleibender Auf-nahmehemmung.

Es sei noch darauf hingewiesen, daß die während der ersten halben Stunde ermittelte „Überbilanz“  $\frac{T}{A} = \frac{30}{50}$  mit einem prozentualen Überschuß von 66.66 % (ausgedrückt in % der Transpiration) von der unmittelbar nach Vertausch der Medien herbeigeführten wahrscheinlich weit überboten wird. Bei dem hohen osmo-tischen Wert der Salzlösung muß man annehmen, daß die Wurzelzellen von ihrem maximalen Sättigungsgrad weit entfernt waren — falls sie nicht überhaupt zu einem geringen Teil plasmolysiert waren — was ich aus naheliegenden Gründen nicht ent-scheiden konnte. Jedenfalls müssen ihre Saugkräfte nach Beseitigung des Osmoticums in der schwach konzentrierten Nährlösung zunächst sehr erheblich gewesen sein. Daß ihre Leistung an geliefertem Wasser schon nach kurzer Zeit wieder nachläßt, hängt natürlich damit zusammen, daß mit der teilweisen Vernichtung der vorhandenen Potentiale nicht rasch genug neue geschaffen werden. So muß es notwendig zu einem Nachlassen der Diffusionsgeschwindigkeit kommen. Dieses wird erst dann wieder behoben, wenn die erhöhte Transpiration größere Zugkräfte liefert und ihrerseits wieder die Absorptionsgröße in die Höhe reißt.

### 3. Die Bilanz im Hochmoorwasser<sup>1</sup>.

#### a) Die Wurzeltätigkeit.

Schon die qualitativen (Guttations)-Versuche haben gezeigt, daß die fragliche Hemmung der Wasseraufnahme durch saures Moorwasser selbst bei Nicht-Moorpflanzen außerordentlich lang-sam eintreten und selbst nach Wochen noch relativ geringfügig sein kann. Bei *Zea Mays* macht sich sogar erst eine deutliche Förderung der Wasserlieferung der Wurzeln bemerkbar, die längere Zeit anhält und von dem Grad der Giftigkeit des Moorwassers abhängt.

Ich finde in meinen Tabellen bei *Zea Mays* nur selten einen Anstieg der Wasseraufnahme nach Vertausch der Nährlösung mit saurem *Sphagnum*wasser. Das entspricht durchaus den

<sup>1</sup>) Über Herkunft und physikalische Eigenschaften der Moorwässer vgl. das entsprechende Kapitel der vorausgegangenen Arbeit (1921, S. 188 u. 198).

theoretischen Vorstellungen, die früher (1920, S. 470) über den Unterschied zwischen der Beeinflussung der aktiven und der passiven Wurzelsaugung begründet wurden, und steht nur scheinbar im Widerspruch zu den gegenteiligen Erfahrungen mittels der Guttationsmethode.

Wichtiger ist aber das Fehlen eines Abfalles der Kurve der Wasseraufnahme. Denn es liefert den untrüglichen Beweis, daß die in einigen Stunden aus Moorwasser aufgenommene Wassermenge ebenso groß (gelegentlich größer) ist als zuvor während der gleichen Zeit in Nährlösung. Es tritt also tatsächlich selbst bei der Nicht-Moorpflanze keine Hemmung der Wasseraufnahme ein.

Diesen Befund bestätigten Versuche mit *Impatiens parviflora* (5 Pflanzen) und *Epipactis palustris* (4 Pflanzen), die bei konstantem Licht durchgeführt wurden<sup>1</sup>. Dabei wurde an Stelle der Nährlösung Flachmoorwasser (»Hypnumwasser«, vgl. 1921, S. 205) verwendet, das einen noch stärkeren chemischen Gegensatz zu Sphagnumwasser darstellt als Nährlösung. Um für die Darstellung der Bilanzverhältnisse Platz zu gewinnen, sei die Wasseraufnahme nur kurz besprochen.

Nach 2 $\frac{1}{2}$  Stunden war im Hochmoorwasser nirgends eine Hemmung der Wasseraufnahme festzustellen. Öfters ist eine leichte Förderung zu verzeichnen. Da diese aber zu gleicher Zeit auch bei den Pflanzen bemerkbar wird, denen gleichzeitig in umgekehrtem Versuch erst Sphagnumwasser und dann Flachmoorwasser geboten wurde, so braucht jene Förderung nicht als stimulierende Giftwirkung des sauren Moorwassers aufgefaßt zu werden. Aus dem gleichen Grunde muß es unentschieden bleiben, ob die am folgenden Tag unter denselben Bedingungen übereinstimmend zu beobachtende geringe Hemmung im Sphagnumwasser auf das Konto der im Sinne Schimpers wirkenden Agentien gesetzt werden darf.

Daß eine nach 21 stündiger Einwirkung des Sphagnumwassers beobachtete Hemmung bei *Epipactis* nichts mit der Humussäure zu tun hat, geht daraus hervor, daß auch im alkalisch reagierenden, kalkreichen Flachmoorwasser bei einer Kontrollpflanze des gleichzeitig in umgekehrter Richtung durchgeführten Versuches — wie auch bei einer vom Hochmoor stammenden *Betula pubescens*-Pflanze — eine ebenso deutliche Hemmung eingetreten ist.

Die Ergebnisse der beiden in verschiedener Richtung zur selben Zeit durchgeführten Versuche mit *Epipactis palustris* sind schwer zu verstehen. Erstens dürfen aber die indivi-

<sup>1</sup>) Bei diesen Versuchen wurden — entgegen der sonstigen Gepflogenheit — keine halbstündigen Zwischenbestimmungen vorgenommen.



duellen Verschiedenheiten nicht vergessen werden. Zweitens ist daran zu erinnern, daß Sphagnumwasser offenbar weniger und andere Torfkolloide enthält als stark gebräuntes Torfwasser.

Im sekundären Torfwasser decken sich vielfach die Befunde der beiden Methoden: Auch das Potometer zeigt bei verschiedenen Versuchspflanzen (*Impatiens parviflora*, *Phaseolus multiflorus* und *Zea Mays*) in den ersten Stunden oft (nicht immer) eine deutliche Förderung der Wasseraufnahme.

Die einzelnen Individuen verhalten sich nicht gleich, was ebenfalls schon in den Guttationsversuchen zur Geltung kam. Daß die Förderung der Wasseraufnahme nur im sekundären Hochmoorwasser mit Sicherheit erkannt wurde, dagegen nicht im Sphagnumwasser, mag mit der größeren Giftigkeit des ersten zusammenhängen. Tatsächlich äußerte sich ja auch die erste Phase der Giftwirkung in den Guttationsversuchen in der größten Förderung im stark gebräunten eigentlichen Torfwasser gegenüber den anderen Hochmoorwässern.

Die zweite Phase der physiologischen Giftwirkung des stark gebräunten Torfwassers, deren Verfolg mit der Guttationsmethode in vergleichenden Versuchen so schön gelang, kann bei *Zea Mays* die passive Wurzelsaugung schon nach 24 Stunden um 50% herabsetzen, ohne daß äußerliche Vergiftungserscheinungen an den Wurzeln wahrzunehmen wären — sofern von ihrem minimalen Wachstum abgesehen wird. Solchen Befunden gesellen sich aber andere bei, in denen eine Hemmung vermißt wird.

#### b) Die Bilanzverhältnisse.

Wäre nur die Wasseraufnahme im Hochmoorwasser untersucht und als ungehemmt befunden worden, so wären die Versuche bezüglich ihrer ökologischen Beweiskraft gegen einen wichtigen Einwand ungeschützt: wenn es sich lediglich um ein Mißverhältnis in der Wasserbilanz handelt, so könnte dieses auch durch Steigerung der Abgabe erreicht werden. Beobachtungen an *Impatiens parviflora* und *Tussilago farfara* im

Freien lassen an der Wirksamkeit<sup>1</sup> eines selbst bei optimalen Aufnahmebedingungen auf solchem Wege hergestellten Mißverhältnisses bei Hygrophyten und Nicht-Xerophyten keinen Zweifel.

In unserem Falle war also damit zu rechnen, daß die giftigen Substanzen des Hochmoorwassers ähnlich wie organische Säuren (vgl. Burgerstein, 1904 und Reed, 1910) die Transpiration steigerten. So wird ja auch das Problem gelegentlich von seiten der Physiologie beurteilt: »Jedenfalls aber kann man vermuten, daß Sumpf und Humusboden Stoffe enthalten, die entweder die Wasseraufnahme herabsetzen, oder die Transpiration steigern und deshalb Xerophytenstruktur bedingen.« (Jost in den »Vorlesungen« 1913, S. 63.)

Ein Blick auf die Kurven 3 und 4 der Versuche Zea Mays 2 vom 13.—14. März 1914 und vom 20.—21. März 1914, deren Ergebnisse mit denen der nicht veröffentlichten übrigen Versuche mit Hochmoorwasser übereinstimmt, zeigt, daß die Transpiration nicht gesteigert ist<sup>2</sup>. Im übrigen müßte aber eine Steigerung, wenn die Wurzeltätigkeit nicht ihrerseits gehemmt ist, mit physikalischer Notwendigkeit auch die Aufnahme vergrößern. Die Vorstellung, Hochmoorwasser könne allein durch gesteigerte Transpiration unter gleichbleibenden atmosphärischen Bedingungen und ohne gleichzeitige Hemmung der Aufnahme ein Xeromorphie bedingendes Mißverhältnis schaffen, ist also physiologisch etwas unklar.

Wir wollen zunächst die Bilanz bestimmen beim Übergang aus Nährlösung in Hochmoorwasser, nach 1-, 2- und mehrtägigem Aufenthalt in diesem, und endlich bei absichtlich herbeigeführter Steigerung der Transpiration unter gleichbleibenden Aufnahmebedingungen im Moorwasser. Zum Vergleich sollen dann Versuche herangezogen werden, in denen die Wurzeltätigkeit durch ein stärkeres Gift als Hochmoorsubstanzen (starke Säuerung mit HCl) gehemmt ist.

<sup>1</sup>) Unter »Wirksamkeit« ist hier nur der physiologische Effekt (das Welkwerden) gemeint, nicht dessen fragliche morphologische Folge (die Entstehung einer Xeromorphie).

<sup>2</sup>) Bezüglich der gegenteiligen Erfahrungen von Thatcher (1921) vgl. S. 137.

a) Übergang von Nährlösung in Hochmoorwasser.  
(Vgl. die Kurven 3 und 4.)

Versuch Zea Mays 2, 13. März 1914; Kurve 3.

$\frac{T}{A}$	Defizit absolut	Defizit relativ	Absoluter Differenz-quotient	Prozentuale Änderung der absoluten Differenz	Prozentuale Änderung der Bilanz nach dem relativen Defizit	Bemerkungen
40 : 32,5 = 1,23	— 7,5	18,75 %				durchschnittliche Vergleichsbilanz in Nährlösung pro $\frac{1}{2}$ Std.
50 : 37,5 = 1,33	— 12,5	25 %	1,6666	Vergrößerung um 66,66 %	Verschlechterung um 33,33 %	2. und 3. halbe Std. nach Einwirkung des Hochmoorwassers
40 : 37,5 = 1,07	— 2,5	6,25 %	0,2	Verringerung um 80 %	Besserung um 75 %	4. u. 5. halbe Std.
36,6 : 35,0 = 1,05	— 1,6	4,37 %	0,64	Verringerung um 36 %	Besserung um 30,08 %	6. u. 7. halbe Std.

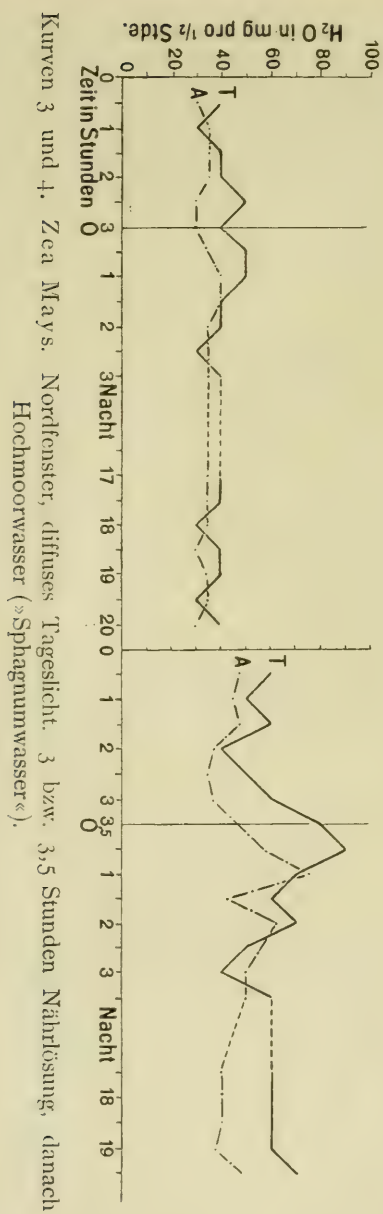
Bei diesem Versuch ergaben sich folgende Durchschnittswerte pro  $\frac{1}{2}$  Stunde für Beurteilung der Wasserbilanz nach etwa 20stündiger Einwirkung des Hochmoorwassers am folgenden Tag:

Durchschn. Defizit in Nährlösung absolut in % d. Transp.	Durchschn. Defizit in Hochmoorwasser absolut in % d. Transp.	Absoluter Defizit-quotient	Änderung der absolut. Differenz	Änderung der Bilanz nach dem relativen Defizit
— 7,5   18,75 %	— 3,5   9,43 %	0,4066	Verringerung um 53,34 %	Besserung um 49,8 %

Der Gegensatz zur Wirkung der Salzlösung kann nicht stärker gedacht werden: wasserökonomisch hat der Vertausch der Lösungen keinen anderen Erfolg als ihn Ausgießen und Wiedereinfüllen der Nährlösung auch haben kann. Darum möchte ich auch der tatsächlichen Besserung der Bilanz nach längerem Aufenthalt im Hochmoorwasser um fast 50 % keinen großen Wert beilegen. Wäre das Vergleichsdefizit in Nährlösung absolut genommen nicht zufällig so niedrig gewesen, so würde die geringe absolute Verkleinerung des Defizits im Moorwasser prozentual auch keinen so starken Ausschlag gegeben haben.

Der Versuch Zea Mays 2 vom 13. März 1914 hat den Nachteil, daß der gesamte Wasserverkehr aus mir nicht bekannten Gründen schon in Nährlösung auffällig niedrig ist. Man könnte





also möglicherweise geltend machen, auf dieser niedrigen Höhe der Werte für T und A könnten geringe Einflüsse auf die Transpirationsgröße vielleicht nicht mehr zur Geltung kommen. Daß der Wasserverkehr niedriger als gewöhnlich ist, sieht man schon daran, daß das (absolut genommen geringe) Defizit prozentual die sonst in Nährlösung ermittelten Werte (durchschnittlich  $5-6\%$  der Transpirationsgröße) etwa  $3\times$  übersteigt. Daß dieser Nachteil aber bezüglich der in Frage stehenden Wirkung des Hochmoorwassers im obigen Versuch kein falsches Bild lieferte, bestätigen mehrere andere Versuche mit Pflanzen derselben Art von höherem Wasserverkehr. Wie verschieden übrigens ein- und dieselbe Pflanze zu verschiedenen Zeiten (in verschiedenen Entwicklungsstadien) oder allein infolge anderer atmosphärischer Bedingungen (hellerer Himmel) reagieren kann, zeigt ein Versuch, der 7 Tage nach dem eben beschriebenen mit Zea Mays 2<sup>1</sup> angestellt wurde (Kurve 4).

Aus den nacheinander halbstündig ermittelten Werten für T: 60, 50, 60, 40 50, 60, 80, deren Ansteigen gegen Ende mit der Aufhellung des Himmels zusammenhängt, und A: 47,5, 45, 47,5, 37,5, 32,5, 35, 47,5 berechnet sich die durchschnittliche Bilanz in Nährlösung wie folgt:  $\frac{T}{A} = 5,71 : 4,18 = 1,37$ ; absolutes Defizit — 15,3. In der letzten halben Stunde hat sich die Bilanz infolge der Reaktion der Stomata durch Ansteigen der Transpiration sehr verschlechtert:  $\frac{T}{A} = 80 : 47,5 = 1,68$ ; Defizit — 32,5. Selbstverständlich wäre es aber zur Beurteilung der Bilanzänderung im Hochmoorwasser falsch, diesen Wert als Vergleichswert heranzuziehen. Relatives Defizit = 26,79 %.

Die Werte der durchschnittlichen Bilanz im Sphagnumwasser während der gleichen Zeit (3 Stunden) sind folgende:  $\frac{T}{A} = 62,8 : 56,0 = 1,12$ ; absolutes Defizit — 6,8; relatives Defizit = 10,83 %. Die hieraus ersichtliche Besserung der Bilanz um fast ein Drittel darf allerdings nicht zu günstig beurteilt werden; denn in ihr kommt ja auch das außergewöhnlich hohe Defizit der letzten halben Stunde in Nährlösung zum Ausdruck, dem kein entsprechendes im neuen Medium gegenübersteht. Immerhin ist aber ein Ansteigen der Aufnahme im Hochmoorwasser unverkennbar.

## β) Bilanz nach kürzerer und längerer Einwirkung des Moorwassers.

### aa) der Wasserbedarf bleibt derselbe wie in Nährlösung.

Nach 18stündigem Aufenthalt im Moorwasser hat sich bei Zea Mays 2 am 20. März 1914 in weiteren 2<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Stunden die

<sup>1)</sup> Beide Versuche wurden in diffusem Tageslicht an einem Nordfenster angestellt.

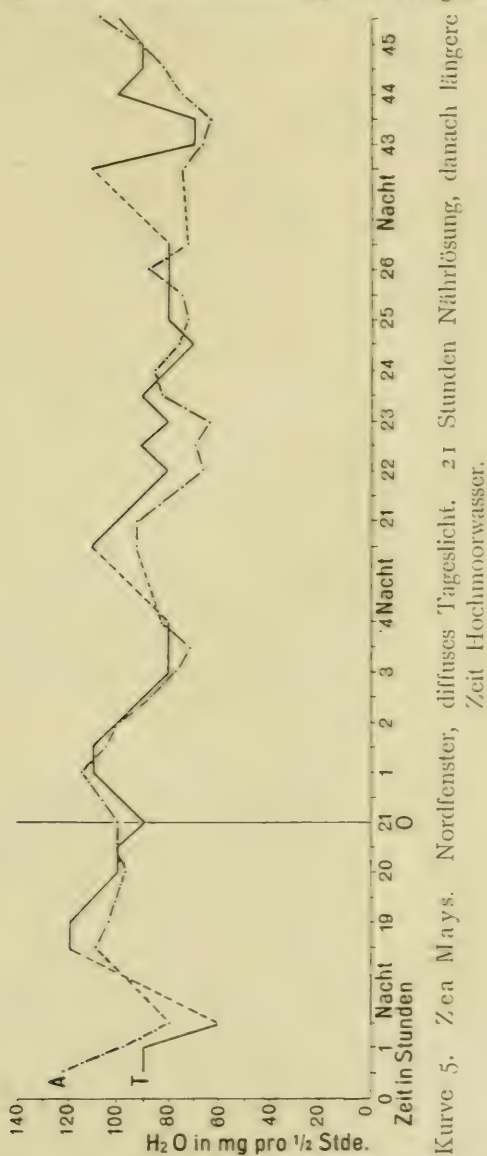
Bilanz wie folgt verändert:  $\frac{T}{A} = \frac{62}{41} = 1,51$ ; Defizit — 21. Relatives Defizit = 33,87 %. Es ist also nicht nur die gesamte anfängliche Besserung der Bilanz im Hochmoorwasser beseitigt, sondern selbst gegenüber Nährlösung eine Verschlechterung der Bilanz um etwa  $\frac{1}{4}$  eingetreten. Die absoluten Werte lassen erkennen, daß die Verschlechterung auf einer Hemmung der Aufnahme beruht. Die Befunde können also mit den bei den Guttationsversuchen ermittelten beiden Phasen der Giftwirkung direkt verglichen werden.

Die Änderung der Bilanz bei längerem Aufenthalt im Hochmoorwasser ist aus einem Versuch Zea Mays 3 vom 22. bis 25. Juli 1913 zu ersehen, dessen Gesamtverlauf ich nur graphisch darstelle. Absolutes und relatives Defizit sind zu jeder beliebigen Zeit durch die Verbindung der T- und A-Werte auf derselben Ordinate zu bekommen (vgl. die Kurve 5).

Zu Beginn des Versuches haben wir in Nährlösung infolge der Transpirationssenkung Überbilanz, wie sie schon von Eberdt (1889) als normale abendliche Erscheinung festgestellt wurde. Am folgenden Morgen zeigen die halbstündigen Ermittlungen die günstige Durchschnittsbilanz von  $\frac{106,0}{102,5} = 1,03$ ; Defizit — 3,5; während der ersten 4 Stunden im Hochmoorwasser herrscht gleichfalls fast »hergestellte Bilanz«. Durchschnittswerte  $\frac{92,9}{90,1} = 1,02$ ; Defizit — 2,8. Die relativen Defizite haben sich kaum geändert; Nährlösung: 3,30 %; Hochmoorwasser: 3,01 %. Nach 20stündiger Einwirkung des Moorwassers wird am 2. Tag in weiteren 12 halben Stunden folgende Durchschnittsbilanz ermittelt:  $\frac{T}{A} = \frac{85,4}{8,3} = 1,09$ . Absolutes Defizit — 7,1; Relatives Defizit = 8,31 %. Bei der Beurteilung der Bilanzverschlechterung ist aber zu beachten, daß in den letzten 5 halben Stunden überhaupt kaum mehr Unterbilanz herrscht (vgl. die Kurve). Das hohe relative Defizit der ersten 3 Beobachtungsstunden des 2. Tages wird dadurch in den folgenden Stunden auf 0,42 % herabgesetzt und ist somit günstiger als früher im Vergleichsmedium (Nährlösung).



Gerade dieses Beispiel ist sehr lehrreich: es zeigt nämlich, wie vorsichtig man in der Benutzung der Vergleichswerte sein



Kurve 5. Zea Mays. Nordfenster, diffuses Tageslicht. 21 Stunden Nährlösung, danach längere Zeit Hochmoorwasser.

muß. Erst längere Beobachtung, die auch die (normalen) Schwankungen der Wasserbilanz mit in Rechnung zieht,

kann ein richtiges Bild von den Veränderungen gegenüber einem Vergleichsmedium liefern.

Daß die am 2. Tage beobachtete Herabsetzung des Wasserverkehrs nicht notwendig als gehemmte Absorption aufzufassen ist, zeigen die Ermittlungen am 3. Tage, wo schließlich für T und A wieder dieselben Werte erreicht sind wie zuvor in Nährlösung.

Es wäre interessant, den Einfluß des giftigen Moorwassers nach mehreren Tagen und Wochen kennen zu lernen. Entsprechende Versuche wurden im Sommer 1919 angestellt, insbesondere mit *Phaseolus*. Allein ihre richtige Beurteilung ist schwierig. Zunächst erheben sich Bedenken gegen eine längere Versuchszeit wegen der Veränderung der Bezugseinheit. Wir beziehen ja beim Arbeiten mit demselben Individuum immer auf das gleiche Absorptions- und Transpirationssystem. Dieses ändert sich aber bei längerem Verweilen der Wurzeln in Moorwasser gerade bei *Phaseolus* sehr stark. Infolge der baldigen Hemmung des Wurzelwachstums und der Vergiftung der Wurzeln einerseits, des fortschreitenden Wachstums der Blätter andererseits, wird eine Beziehung auf früher in Nährlösung ermittelte Werte, streng genommen, bald unstatthaft. Wird aber, um diesen Fehler zu umgehen, mit einer nachherigen Bilanz in Nährlösung verglichen, so bekommt man unter Umständen wieder eine ganz falsche Vorstellung. Denn bei erheblicher Vergiftung der Wurzeln im Moorwasser braucht sich die Beseitigung des hemmenden Faktors keineswegs in einer Förderung der Aufnahme äußern. Es würde daher bei annähernd gleich gebliebener (gleich schlechter) Bilanz eine vorher tatsächlich erreichte wesentliche Verschlechterung im Moorwasser gar nicht erkannt werden.

Wenn aber im Verlauf von 2—3 Wochen bei langsam fortschreitender Vergrößerung der Transpirationsfläche die Vergiftung des Absorptionssystems so erheblich geworden ist, daß ganze Saugwurzeln vollständig absterben, dann ist es nicht verwunderlich, daß mit einer Herabsetzung des gesamten Wasserverkehrs auch eine Vergrößerung des Defizits eintritt. Denn die Vergiftung hat offenbar eine Vergrößerung der Filtrationswiderstände zur Folge, wie wir sie auch aus den später zu be-

sprechenden Versuchen mit starker HCl-Säuerung ableiten müssen. Die morphologischen (und chemischen) Veränderungen in den Geweben der toten Wurzel scheinen nicht bloß die Aufnahme-, sondern auch die Zuleitgeschwindigkeit des Wassers herabzusetzen.

So konnte bei einem Versuch mit *Phaseolus multiflorus* im Sommer 1919 nach 15 tägiger Einwirkung sekundären Torfwassers eine erhebliche Verschlechterung der Bilanz festgestellt werden. Zwar ist auch die Transpiration herabgesetzt, allein das Defizit ist zeitweise so groß, daß die obersten Blätter anwelken. Nach 17 Tagen vermag annähernd derselbe Helligkeitsgrad im Zimmer (stundenlang direkte Sonne auf herabgelassenem Fenstervorhang) nur noch die Hälfte der früheren Wassermenge durch die Pflanze hindurchzusaugen:

Durchschnittliche Bilanz pro $\frac{1}{2}$ Std.	
bei Beginn der Einwirkung des Torfwassers	nach 17 tägiger Einwirkung
$\frac{T}{A} = \frac{170}{150} = 1,13; d = -20;$ <p>rel. Def. = 11,77 %</p>	$\frac{T}{A} = \frac{100}{70} = 1,43; d = -30;$ <p>rel. Def. = 30 %</p>

Bei einer Hemmung der Wasseraufnahme um mehr als 50% ist die Bilanz nach dem relativen Defizit 2  $\frac{1}{2}$  mal schlechter als früher.

Dieser Versuch läßt die 2. Phase der Giftwirkung ebenso deutlich erkennen wie unsere früheren Guttationsversuche, wenngleich die Hemmung quantitativ aus den früher erörterten Gründen hinter der aktiven Wurzelsaugung weit zurücksteht.

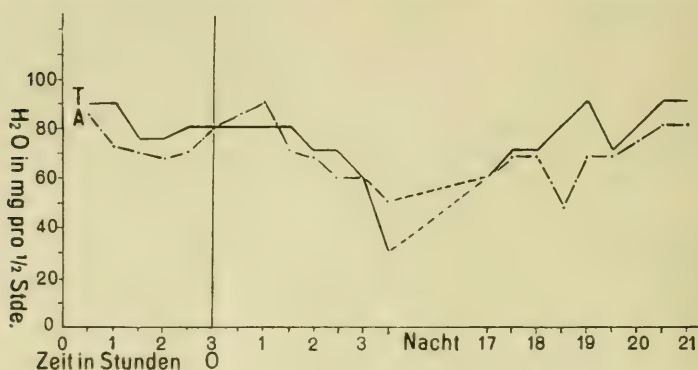
(p) Der Wasserbedarf wird gesteigert durch Erhöhung der Transpiration.

Zwei an einem Nordfenster bei diffusem Licht ausgeführte Versuche mit *Zea Mays* und ein Versuch mit *Phaseolus* zeigen den Einfluß der Transpirationssteigerung sehr deutlich. Ich bespreche nur kurz die Versuche mit Mais. Beim einen hielt zunächst ein trüber Abend die Transpiration in geringer Höhe, beim anderen sorgte ein starkes Gewitter mit erheblicher Verdunkelung für einen wirksamen Spaltenschluß. In allen drei



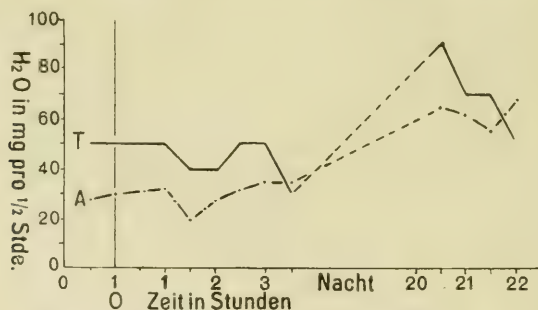
Fällen bedingte der folgende helle Morgen einen erheblichen Anstieg der Transpiration (vgl. die Kurven 6 und 7).

Im Stadium der 1. Phase der Giftwirkung des Moorwassers, mag sie sich nun deutlich als Förderung der Aufnahme äußern



Kurve 6. *Zea Mays*. Nordfenster, diffuses Tageslicht. 3 Stunden Nährlösung, danach Hochmoorwasser; darin während der 2. und 3. Stunde starkes Gewitter.

oder nur als Ausbleib einer Hemmung, sehen wir also, daß bei nicht allzu krassem Anwachsen der Abgabe sogar das



Kurve 7. *Zea Mays*. Nordfenster, diffuses Tageslicht. 1 Stunde Nährlösung, danach 22 Stunden lang Hochmoorwasser; heller Morgen nach trübem Abend.

absolute Defizit nach Erreichung eines gewissen Gleichgewichtszustandes unverändert (oder sogar geringer) sein kann. In beiden Fällen gibt das geringere relative Defizit eine Besserung der Bilanz an. Diese ist im Versuch Z. M. v.

26. Juni 1913 (vgl. d. Kurve 7) besonders stark, da schon von vornherein aus unbekannten Gründen das Defizit in Nährlösung ungewöhnlich hoch war:

Bilanz im Hochmoorwasser bei trübem Himmel	Bilanz im Hochmoorwasser bei hellem Himmel
$\frac{T}{A} = \frac{43}{30} = 1,43; d = -13;$ <p>relat. Def. = 30,23 %</p>	$\frac{T}{A} = \frac{70}{63} = 1,11; d = -7;$ <p>relat. Def. = 10 %</p>

Bei einer Förderung der Wasseraufnahme um etwa 100% ist die Bilanz nach dem relativen Defizit etwa 3 mal so günstig als früher. Übrigens sei nicht übersehen, daß ebenso leicht eine Verschlechterung erreicht werden kann; sie wurde nur von uns nicht beobachtet. Der Zufall der Vergleichsbilanz kann entscheidend sein<sup>1</sup>. Aber auch in solchem Fall darf nicht vergessen werden, daß wir die Spannweite der »normalen« Bilanz bei veränderten Transpirationsbedingungen (in den Versuchen mit *Impatiens*) schon in Nährlösung sehr hoch fanden. Sie dürfte im allgemeinen unterschätzt werden.

Dem schon aus theoretischen Gründen abgelehnten Einwand, der sich an die Guttationsversuche anheften könnte, weil in ihnen der Wasserbedarf der Pflanzen außerordentlich gering ist, wird also auch aus experimentellen Gründen eine Bedeutung versagt. Es bedarf offenbar einer sehr viel erheblicheren Vergiftung des Wurzelsystems, um die Wasseraufnahme trotz Schaffung günstigerer Transpirationsbedingungen auf gleichmäßig niedriger Höhe zu erhalten.

#### 4. Die Bilanz bei starker Vergiftung und Abtötung der Wurzeln mittels Salzsäure.

Um zu zeigen, wie außerordentlich gering die wasserökonomische Wirkung des sauren Hochmoorwassers auch bei

<sup>1</sup>) In der neuesten englischen Moorarbeit gibt Thatcher (1921) eine Steigerung der Transpiration in Torfextrakten an. Wie schon betont, wurde eine solche von uns nur selten beobachtet. Sie könnte aber gerade in diesem letzten, auffälligen Beispiel vorgelegen haben. Übrigens dürfte auch dann eine Transpirationssteigerung nicht in dem bei Jost (1913, p. 63) angegebenen Sinne für die Erklärung der Xeromorphie ausgebeutet werden; denn wir sehen ja, daß die Wurzeltätigkeit im selben Maß gefördert ist.

deutlicher Hemmung der Aufnahme gegenüber einer stärkeren Säure ist, wurden an 3 Pflanzen von *Impatiens parviflora* Versuche mit schwacher und starker HCl-Säuerung angestellt (mit Lakmuspapier schwache und sehr starke Rötung; leider wurde versäumt, die Azidität zu bestimmen). Mit schwacher Säuerung, deren Grad nach der Lakmusreaktion jedoch den des sauren Moorwassers überschritt, wurden keine sicheren Ergebnisse erzielt. In der stark gesäuerten Nährlösung trat übereinstimmend bei den 3 gleichzeitig durchgeführten Versuchen eine starke Veränderung der Bilanz ein.

Wie die Kurve 8 zeigt, gestaltet sich das in Nährlösung relativ günstige Verhältnis von Abgabe und Aufnahme des Wassers nach Einwirkung der Salzsäure durch rasche Hemmung der Aufnahme und erst später eintretende und weniger steil erfolgende Herabsetzung der Transpiration immer ungünstiger und bleibt auch beim Eintritt eines Gleichgewichtszustandes am folgenden Morgen noch so groß, daß die Wasserabgabe des Sproßes die Aufnahme der Wurzeln fast um die Hälfte übersteigt. Es ist also nicht nur der gesamte Wasserverkehr stark herabgesetzt, sondern auch eine relativ stärkere Hemmung der Aufnahme erreicht.

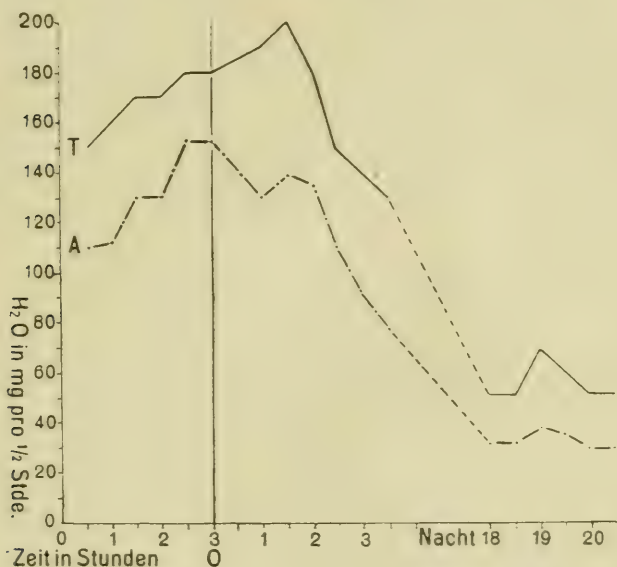
Bilanz in Nährlösung	Bilanz nach 2 $\frac{1}{2}$ stündiger Einwirkung von HCl	Bilanz nach 18—20stündiger Einwirkung von HCl
$\frac{T}{A} = \frac{168}{131} = 1,27; d = -37;$ rel. Def. = 22,02 %	$\frac{T}{A} = \frac{140}{93} = 1,51; d = -47;$ rel. Def. = 33,56 %	$\frac{T}{A} = \frac{55}{33} = 1,66; d = -22;$ rel. Def. = 40 %

Nach längerer Einwirkung der Säure ist die Transpiration erst auf  $\frac{1}{3}$ , die Absorption aber auf  $\frac{1}{4}$  herabgesetzt. Trotz absolut geringerem Defizit ist dabei die Bilanz nach dem relativen Defizit fast doppelt so schlecht als zuvor in Nährlösung.

Ein Vergleich der Kurven 8 und 1 zeigt den Gegensatz zwischen der Wirkung einer osmotischen und einer nicht osmotisch bedingten Aufhebung der Turgeszenz des Absorptionsystems. Das Welken der Wurzeln, das am folgenden Morgen, nach 18stündiger Einwirkung der Säure wahrgenommen wird, aber schon lange vorher eingetreten ist, beruht auf der Abtötung der Zellen. Wie die Versuche mit 3 In-



dividuen übereinstimmend zeigen, durchströmt trotzdem noch eine erhebliche Wassermenge die Pflanze. Dies bestätigt auf der einen Seite die schon von Hansen (1888), Kosaroff (1897) und Romell (1918) gemachte und heute wieder im Anschluß an Sachs' Imbibitionstheorie (kohäsionstheoretisch) zu erklärende Erfahrung, daß die Saugkraft der Blätter auch bei Zerstörung der lebenden Osmometer



Kurve 8. *Impatiens parviflora*. Dunkelzimmer mit konstantem Licht. 3 Stunden sehr schwach angesäuerte Nährlösung, danach 20,5 Stunden stark HCl-saure Nährlösung. Darin nach 3,5 Stunden bis zur nächsten Beobachtung Dunkelheit.

der Wurzeln noch relativ viel Wasser einzusaugen vermag. Auch sehen wir, daß die Blätter trotz Abtötung der Wurzeln selbst am folgenden Morgen noch turgeszent sind.

Auf der anderen Seite setzt uns aber die gleichzeitige Bestimmung von T und A instand, einen Fehler aufzudecken, der den Hansenschen Versuchen anhaftet.

Um die Richtigkeit der Sachsschen Imbibitionstheorie zu erweisen, studiert Hansen die Wasseraufnahme durch abgetötete Wurzeln teils an Topfpflanzen, teils an Wasserkulturen und findet, daß der Transpirationsverlust tagelang gedeckt wird.

In der Meinung, die T- und A-Werte seien gleich, ermittelt er die »transpirierte Wassermenge« in Nährlösung »volumetrisch«, bei Topfpflanzen dagegen gravimetrisch. In Wirklichkeit vergleicht er die Absorption der (durch Hitze) getöteten Wurzeln in der Nährlösung mit der Transpiration des Sprosses der Topfpflanzen. Für Hansens Fragestellung ist der Fehler bedeutungslos. Und er wäre auch in unserem Zusammenhang nicht so wichtig, wenn es sich um die Wasserbilanz bei herabgesetzter Transpiration und normalem Wurzelsystem handelte. Denn gerade dann nähern sich die sonst stark differierenden Werte bis zu völliger Gleichheit (vgl. S. 108). Wenn aber Hansen meint (1888, S. 308), eine Tabakpflanze, die bei getöteten Wurzeln in 2 Tagen 402 ccm  $H_2O$  aufnahm und deren Wasseraufnahme am 12. Juli aufhörte, habe bis zum 13. Juli morgens »nur wenige Kubikzentimeter transpiriert«, so entsteht ein ganz falsches Bild von den wahren Bilanzverhältnissen. Findet er in Nährlösung nach Tötung der Wurzeln bei einer anderen Tabakpflanze in 31 Std. eine »transpirierte Wassermenge« von 94 ccm, so dürfte nach unseren Erfahrungen zu diesem Wert der tatsächlich absorbierten Wassermenge ein Transpirationswert von annähernd 150—170 ccm gehören. Auch bei dieser starken Unterbilanz (relatives Defizit ca. 40 %) dürfte das von Hansen beobachtete Frischbleiben möglich sein.

## Zweiter Teil: Theoretisches nebst Beobachtungen auf Salzmooren.

Die Veränderungen der Wasserbilanz, die wir durch Beeinflussung der Wurzeln mittels verschiedener Lösungen bekamen, regen zu Überlegungen an über die Bedeutung der betreffenden Wasser als Bodenflüssigkeit für Bau und Leben der Pflanzen am Standort. Insbesondere zwei Substrate sind es, die durch die physiologischen Beziehungen zwischen Bodenwasser und morphologischem Charakter ihrer Besiedler in der Ökologie die Forscher seit langem beschäftigen: Salzboden und Hochmoor. Auf beiden finden wir trotz physikalischer Nässe Xerophyten. Es soll nun im folgenden ein vorläufiger Versuch gemacht werden, die besprochenen experimentellen Ergebnisse theoretisch für das Problem der Xeromorphie bei Salz- und Hochmoorpflanzen nutzbar zu machen.

Mit innerer Notwendigkeit führt uns der Weg vom Hochmoor zum Salzboden, zum Meeresstrand. Was liegt näher, als ihn über das Salzmoor zu nehmen? Doch diese markante Station lädt zu längerem Verweilen ein. Denn sie liegt hoch und frei genug, um einen ungetrübten Überblick zu gewähren über das gemeinsame Problem der Hochmoor- und Salzpflanzen.

## A. Die Wasserbilanz der Salzpflanzen und ihre Beziehungen zur Xeromorphie; allgemeine Kritik des Halophyten-Problems.

Die neueren zusammenfassenden Darstellungen von Renner (1915 b) und Warming (1918) können den Eindruck nicht verwischen: die gelegentliche, aber nicht eingehende Kritik des Problems, die nach dem Erscheinen der »Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage« von verschiedenen Seiten geäußert wurde (Chermézon 1910, Delf 1911, Fitting 1911 a und b, Neger 1913, Ruhland 1915), hat wenig oder nichts genützt.

Dieser Stand der Dinge veranlaßt mich, das ökologische Problem der Halophyten in anderem Zusammenhang als dies bisher geschah, von neuen Gesichtspunkten aus und auf Grund neuer Beobachtungen am Standort einmal im Zusammenhang kritisch zu diskutieren. Es geschieht dies in der Hoffnung, bessere Grundlagen zu gewinnen für künftige Untersuchungen.

### I. Woran die Halophytenliteratur krankt und worauf es eigentlich ankommt.

#### 1. »Salzpflanzen«, »Strandpflanzen« und »Halophile Xerophyten« (xeromorphe Halophyten).

Das Grundübel glaube ich in der zu weiten Fassung des Begriffes »Salzpflanze« erblicken zu müssen. Es äußert sich geradezu verhängnisvoll in Warmings allgemeiner Erörterung der Halophyten-Struktur (1918 S. 413 ff.) Zwar wird die »halophytische Landvegetation« von den »Formationen der Salzsümpfe« abgetrennt, zu denen z. B. die Mangrove gehört; und die Besprechung der strukturellen Charaktere schliesst sich an die »Landvegetation« an. Allein die Beispiele entstammen den verschiedensten Assoziationen, deren Substrate hinsichtlich der edaphischen und atmosphärischen Faktoren, vor allem des Wassers und der Salzkonzentration, sich zwischen die weitesten Extreme verteilen. So finden wir Pflanzen vom Sandstrand neben solchen von Salzsteppen und Dünen, Charakterpflanzen der Wüsten-Salzassoziationen neben solchen unserer Marsch-wiesen und der Mangrove.



Die Vernachlässigung eines genaueren Studiums der Assoziationen und ihrer scharfen Scheidung innerhalb des Assoziations-Komplexes »Meeresstrand« mußte verhängnisvoll werden. Auch »Strandpflanzen« ist ein viel zu weiter Sammelbegriff. Er umfaßt häufig genug mindestens 3 verschiedene Bestände: 1. die Pflanzen des nassen Sandes der äußersten Küste, 2. der Salzsümpfe und Marschen, 3. des Strandwalles und der Dünen, die aber selbst wieder ziemlich scharf gegeneinander abgetrennt sind.

Klar unterscheidet Buchenau (1896, S. 14) innerhalb der »Salzpflanzen«: »Sand-Strand-Pflanzen« (kleineren Teil) und »Küstenflora«. Zu dieser zählt er die Pflanzen der Salzsümpfe und Marschen, während sich jenen bereits Dünen-Elemente beigesellen. Für unser Problem reicht aber auch diese Scheidung nicht aus. Denn sie verhindert nicht, daß charakteristische Pflanzen des höheren Strandwalles und der Dünen, die tatsächlich das Salzwasser scheuen, als »Salzpflanzen« bezeichnet und zur Erörterung der »ökologischen Eigenschaften« herangezogen werden.

Aber selbst wenn wir die »Strandpflanzen« im engeren Sinn als »Küstenpflanzen« von den »Dünenpflanzen« trennen, wie es neuerdings auch Gessner (1920) tut, wird das Übel nur gebessert, nicht beseitigt. Es kommt nämlich ein weiteres hinzu: Die Assoziationen des tropischen Strandes scheinen sich in vieler Hinsicht anders zu verhalten als die der gemäßigten Zonen.

Bei Flut dürften die edaphischen Faktoren an der javanischen Küste bezüglich der Salzkonzentration allerdings den Verhältnissen der Nordsee einigermaßen entsprechen. Schon die Ebbe bringt aber in den Tropen mit der wesentlich stärkeren Austrocknung des Sandstrandes und Schlickes (in der Mittagszeit oft bis zur Bildung von Salzkrusten; vgl. Holtermann, 1907, S. 88 und v. Faber, 1913, S. 280) einen schroffen Wechsel der edaphischen Bedingungen, wie er an unseren Küsten kaum möglich ist.

Wichtiger ist indessen wohl der Unterschied der atmosphärischen Bedingungen. Auch hierfür möge der Hinweis auf Holtermann (1902 u. 1907) genügen, der ausdrücklich den Anteil hervorhebt, den die regelmäßig eintretende, trockene Hitze der Mittagszeit an der Bedeutung des Wasserspeichers der Mangrovepflanzen hat.

Ich möchte aber noch einen Schritt weiter gehen. Mir scheint sogar, wir tun gut daran, auch innerhalb der Strand-Assoziationen der gemäßigten Zonen die nordeuropäischen Küsten gesondert zu betrachten. Bei gewissen mediterranen Küsten ist nämlich der Anteil solcher Pflanzen größer, die möglicherweise den Kontinentalsteppen entstammen. Auf

die Bedeutung dieses Punktes kommen wir bei der Frage der Xeromorphie gleich zurück.

Welche Folge hatte nun die unglückselige Vermengung edaphisch und klimatisch sehr verschieden angepaßter Pflanzen und ihre vorwiegend physiognomische und anatomische Betrachtung für die Entwicklung des Halophytenproblems?

Sie führte zunächst zur Aufstellung eines Typus der »ausgesprochenen Salzpflanze«. Rein pflanzengeographisch ist mit dieser Abstraktion viel gewonnen. Wenn aber für die Erörterung der physiologischen Beziehungen zwischen Substrat und Besiedler der Typus als Paradigma herausgegriffen wird, muß man auf gefährliche Abwege geraten. Die neuere Geschichte der ökologischen Pflanzengeographie weist kaum ein schöneres Beispiel reiner deduktiver Arbeitsweise auf als dieses. Wohin es führte, zeigen die Bücher von Warming und Schimper.

Die Vorstellung einer anatomischen Übereinstimmung der Halophyten mit typischen Xerophyten, die Warming übrigens etwas modifizierte, gewann Schimper, wie er selbst angibt (1898, S. 99) durch »Kulturversuche und eingehende Untersuchungen der malayischen Strandflora«. Auf die physiologischen Versuche kommen wir später zurück. Bei der Besprechung der xerophytischen Merkmale der Halophyten zieht Schimper vorwiegend die tropischen Strand-Assoziationen heran; von denen an temperierten Meeren wird nur *Salicornia herbacea* erwähnt, »dessen ausgeprägt xerophile Struktur dem hohen Salzgehalt des Substrates entspricht.« (1898, S. 686.)

Diese Behauptung steht in schroffstem Gegensatz zu den Warming'schen Studien an dänischen Strandpflanzen, den Angaben Holtermanns (1907, S. 63 u. 67), Rosenbergs (1897) und Delfs (1911). Von anderen, etwas höher gelegenen Beständen wird nur hervorgehoben, »Die meisten Arten sind sukkulent«; von den nicht mehr überschwemmten tonigen »Strandwiesen« sagt Schimper (S. 682), sie seien von den benachbarten Wiesen des Binnenlandes »durch ihren floristischen Charakter und die mehr xerophile Struktur ihrer Gewächse unterschieden«. Sonst wird von einer Xeromorphie der Halophyten der nordeuropäischen Küsten nichts erwähnt.

Es ist ganz offensichtlich, daß Schimpers Theorie auch im Jahre 1898 noch ausschließlich auf der Untersuchung der indomalayischen Strandflora von 1891 aufgebaut ist. Spätere, genauere Studien von Holtermann (1907) zeigten nun aber, daß wir nicht einmal bei der Mangrove von einer »entschiedenen« Xeromorphie sprechen dürfen.

Leider besitzen wir keine Angaben über die Anatomie und Transpiration der Halophyten der von Willkomm (1852, S. 237) geschilderten Salzsümpfe der spanischen Südküste, die völlig der Mangrove entsprechen. Nach seinen floristischen und physiognomischen Angaben scheint eine Mischung extrem xeromorpher, südlicher, z. T. afrikanischer Halbsträucher mit nordeuropäischen Kräutern vorzuliegen.

Völlig scheint man bisher das historische Moment vernachlässigt zu haben. Auch hierin zeigen sich gemeinsame Züge in der Ökologie der Hochmoor- und Salzpflanzen. Und sie beziehen sich offenbar nicht bloß auf die Assoziationen selbst, auch in den Problemstellungen sind sie zu erkennen.

Wie auf dem Hochmoor, so braucht auch auf nassem Salzboden selbst bei extrem xeromorphen Halophyten kein innerer Zusammenhang zu bestehen zwischen Bau und heutigem Standort. Sehr lehrreich sind in dieser Hinsicht vor allem die Assoziationen des südlichen Europa. Ich verweise nur auf Willkomm's (1852) Schilderung der Küsten- und Steppen-Halophyten-Vereine der iberischen Halbinsel. Manche von den extrem xeromorphen Formen, die beiden Vereinen gemeinsam sind, dürfte ursprünglich ein Steppenorganismus sein und sich mit den auf der trockenen, salzreichen Binnenlandsteppe erworbenen Charakteren auch an der Küste nur deshalb erhalten, weil 1. dort die edaphischen Bedingungen die Konkurrenz wesentlich einschränken, 2. die mitgebrachten und starr fixierten morphologischen Merkmale unter den mehr oder minder veränderten Bedingungen nicht schädlich sind.

Am nordeuropäischen Strand fehlt auf dauernd wassergetränktem Boden sowohl das Dünen- wie das Steppenelement. In den Salzsümpfen und -Mooren überwiegen daher tatsächlich die Hygrophyten. Das hat Holtermann schon 1907 Schimper entgegengehalten; es ist nicht beachtet worden. Wenn aber Renner noch 1915 (b, S. 679) trotz Holtermann und Delf zu dem allgemeinen Schluß kommt: »Bei den Salzpflanzen können wir demnach mit Fug und Recht von xerophilen Anpassungen sprechen«, so haben wir es auch hier offenbar mit einer unzulässigen Verallgemeinerung zu tun. Tatsächlich liegen ihr, wie Renner vorher angibt, extreme Ausnahmefälle (mit besonderen physiologischen Anpassungen) zugrunde. Sie berühren die Hygromorphie der nordeuropäischen Strandpflanzen auf dauernd salzwassergetränkter Rhizosphäre nicht.

## 2. Die Bedeutung des osmotischen Wertes und ihre Grenzen.

Ausgehend von der Überzeugung, osmotische Schwierigkeiten der Wasseraufnahme werden von den Pflanzen durch Er-



höhung der Zellsaftkonzentration überwunden, suchte man die osmotischen Werte der Zellen kennen zu lernen.

Als erster entdeckte Cavara (1905) an Halophyten der Umgebung von Neapel auf kryoskopischem Wege sehr hohe Werte und führte Unterschiede bei einzelnen Vertretern und zu verschiedenen Jahreszeiten auf den wechselnden Salzgehalt des Substrates zurück. Damit war die später genauer untersuchte osmotische »Regulationsfähigkeit« bereits im Kern erkannt. Es folgte die bekannte Arbeit Fittings (1911), in der die Wasserversorgung der Wüsten-Salzpflanzen auf breiterer theoretischer und experimenteller Basis plasmolytisch untersucht wurde, und der wir sehr wertvolle Angaben, insbesondere über die spezifische Salzspeicherung verdanken.

Fitting wollte die maximale potentielle Energie kennen lernen, die die lebenden Zellen gegen die osmotischen Gegenkräfte des Substrates ins Feld führen. Notgedrungen beschränkte er sich auf Blätter, da die Beschaffenheit des Bodens eine Prüfung der Wurzeln ausschloß. Er ist der Meinung — und sucht sie auch theoretisch zu begründen (1911, S. 223) —, die osmotischen Werte könnten bei Pflanzen mit erschwerter Wasserversorgung in den Wurzeln höchstens höher, nicht niedriger sein als in den Blättern. Gegenteilige Angaben amerikanischer Autoren hält er aus methodischen Gründen für nicht einwandfrei.

Nun fand aber später v. Faber (1913, S. 279), ebenfalls auf plasmolytischem Wege, in den Wurzeln der Mangrovepflanzen bedeutend geringere Werte; bei vielen um die Hälfte geringer als in den Blättern\*. Dieses erstaunlich hohe Potentialgefälle traf Ruhland (1915, S. 460—61 u. 477) auch bei Wasserkulturen von *Statice Gmelini*, die er von Salzsümpfen bei Odessa erhielt, gleichgültig, ob die Pflanzen ohne Salzzusatz oder in Nährlösung + 1% NaCl aufgezogen waren. In der Salzlösung wurde das Verhältnis von Blatt zu Wurzel in einem Fall als 3:1 ermittelt! Genauere Studien fehlen aber noch.

Diese wertvollen Erfahrungen sind leider in der neuesten Halophytenarbeit, die sich eng an die von Fitting anschließt, von Gessner (1920) nicht ausgenützt worden, obwohl die Möglichkeit, auch die Wurzeln zu prüfen, an unseren Küsten durchaus besteht. Davon habe ich mich am Standort und im Laboratorium überzeugt. Eine ökologische Auswertung des interessanten, von Gessner an Blättern gewonnenen Quotienten  $\frac{P}{S}$  (osmotischer Wert der Zelle: o. W. des Substrates) hat für die Frage der Wasserversorgung schon darum nur bedingten Wert, weil jedenfalls erhebliche Unterschiede bestehen zwischen dauernd stark und niemals salzabscheidenden Formen (vgl. dazu Ruhland 1915, S. 466.).

Die hohen Werte in Blättern beweisen für die Tätigkeit der Wurzeln wenig. Sie sind bei ausgiebiger Transpiration und mangelnder Salzsekretion — solche Formen überwiegen bei weitem — bis zu einem gewissen Grade rein mechanische Er-

folge der Salzanreicherung. Das haben Ruhlands Versuche (S. 475—477) überzeugend dargetan. Welchen Einfluß verschieden hohe osmotische Werte der Blätter bei gegebener Transpirationsgröße und gegebenem Wert der Wurzelzellen auf die Wasserlieferung der Wurzeln in der Zeiteinheit ausüben, wissen wir nicht. Hier liegen Probleme, die zunächst einmal rein physikalisch mit einer Kombination von Gipspilz, Osmometer und Potometer zu bearbeiten wären.

Angaben über den osmotischen Wert in Wurzelzellen fließen spärlich. Abgesehen von denen v. Fabers und den mehrgelegentlichen bei Ruhland verdanken wir Hill (1908) Messungen an Wurzelhaaren. Sie sind von Delf (1912, S. 437—438) und von Warming (1918) berücksichtigt worden. Künftige osmotische Studien werden hier einzusetzen haben.

Wir dürfen annehmen, auch am Standort werden in der Wurzelepidermis ähnlich hohe Werte aufzufinden sein, wie sie Hill bei Kulturen in Salzlösungen fand. Damit wäre viel gewonnen, doch nicht alles. Es kommt nämlich nicht bloß darauf an, naheliegende hohe osmotische Werte möglichst exakt zu bestimmen, maßgebend für die Physiologie der Wasserversorgung sind außer dem Quotienten  $\frac{P}{s}$  die Saugkraft der Wurzel und vor allem der Zeitfaktor. Das ist der springende Punkt. Es ist ein zweites Grundübel der neueren Halophytenforschung, daß sie ihn völlig übersieht.

Wenn verschiedentlich im Zusammenhang der Wasserversorgung von der »osmotischen Leistung der Zellen« gesprochen wird, muß eines doch scharf betont werden: Auch die genaueste Kenntnis der osmotischen Werte der Wurzelepidermis und des Quotienten  $\frac{P}{s}$  liefert uns höchstens einen wertvollen Ausdruck für die maximale potentielle Energie; über die Arbeit, die wirkliche osmotische Leistung, nämlich die Wasserlieferung der Wurzel in einer bestimmten Zeit, verglichen mit der desselben Individuums (oder solcher mit annähernd gleichem osmotischen Wert) in anderem Medium, geben uns jene Werte keinen Aufschluß<sup>1</sup>.

<sup>1</sup>) Leider gilt dies selbst für den Ursprungschen Saugkraftwert, nur daß wir statt der maximalen potentiellen Energie die augenblicklich wirksame erfahren.

Hier liegen, wenn ich recht sehe, die Grenzen der Bedeutung des osmotischen Wertes. Untersuchungen der geschilderten Art mit ihren an sich höchst wertvollen Bestimmungen werden also vorwiegend Beiträge »zur Ökologie des osmotischen Druckes« sein. Für die Probleme der Wasserversorgung, zumal am Standort, dürfte ihnen trotz der Rückschlüsse, die sie natürlich gestatten, nur bedingter Wert zukommen.

### 3. Die osmotische Leistung der Wurzeln.

Die Versuche mit Salzlösungen aus dem Jahre 1891, auf die Schimper 7 Jahre später seine Theorie der »physiologischen Trockenheit« gründete, geben schon gewisse Aufschlüsse über die osmotische Leistung der Wurzeln. Sie haben ein höchst sonderbares Schicksal gehabt. Es ist für das ganze Problem entscheidend geworden und soll darum kurz verfolgt werden. Auch ist Grund zu der Annahme vorhanden, daß es selbst Halophytenforschern nicht allgemein bekannt ist.

Verschiedene experimentell ermittelte Tatsachen standen einander gegenüber. Während manche strenge Nicht-Halophyten beim Begießen mit 2 % NaCl-Lösung ihre Turgeszenz dauernd verloren und bald eingingen, erholten sich die anfangs schlaffen Blätter bei fakultativen und strengen Salzpflanzen, ja sogar bei manchen Nicht-Salzpflanzen bald wieder. Mikrochemische Prüfung zeigte, daß die Wiederherstellung oder Aufrechterhaltung der Turgeszenz auf der Aufnahme von NaCl in die Zellen beruhte. Bei allmählicher Steigerung der Konzentration tritt kein Erschlaffen der Blätter ein, so daß Schimper (1891, S. 24) zu dem Schluß kommt: »Es wird also in der Regel durch entsprechende Anhäufung des Salzes im Zellsaft das osmotische Verhältnis zwischen Pflanze und ihrem Substrat wiederhergestellt.« Das Merkwürdige ist nun aber, daß Schimper behauptet: »Praktisches Interesse für meine Frage (nämlich der Erklärung der Xeromorphie) boten diese Experimente nicht, mit Ausnahme des Umstandes, daß die Pflanze reichlich Kochsalz in ihren Blättern aufgespeichert hatte.«

Auf der einen Seite überzeugt sich also Schimper davon, daß die Pfeffersche Annahme einer durch Osmotica verursachten Hemmung der Wasseraufnahme, »welche ja, wie wir gesehen haben, bei entsprechender Versuchsanstellung wohl allgemein auf kurze Zeit<sup>1</sup> Gültigkeit hat« (Schimper 1891, S. 25), bei den meisten Pflanzen für die Dauer ungültig ist. Andererseits machen ihn aber Beobachtungen an *Kleinia ficoides* und *Mesembryanthemum rubricaula* beim Begießen mit

<sup>1</sup>) Von mir gesperrt!



3 % NaCl-Lösung stutzig. Denn die Erschlaffung (bei übrigem Gesundbleiben) hielt an, schritt sogar einen ganzen Monat lang fort und wurde erst behoben, als die Pflanzen in gewöhnliche Erde verpflanzt wurden. Daraus zieht Schimper zum ersten Male den Schluß, Pflanzen, die nur wenig NaCl zu speichern vermögen, bedürften auf nassem Salzboden der Schutzmittel gegen Transpiration, »weil sie die Gefahr laufen, ihren Wasserverlust, wo derselbe groß ist, nicht hinreichend schnell zu decken«.

Unmittelbar anschließend folgt nun die interessanteste Beobachtung, die für das ganze Problem hätte entscheidend sein müssen, weil sie am Standort gewonnen wurde. Schimper meint nämlich, für die große Mehrzahl der Fälle sei aber schon nach seinen Laboratorium-Versuchen eine Gefahr solcher Art ausgeschlossen, »und ich habe in der Tat auch bei größter Hitze, in der Mittagssonne am Äquator, Symptome von Turgeszenzverlust nicht beobachtet, auch nicht bei fleischigen Arten, wo solcher Verlust äußerlich leicht kenntlich ist« (1891, S. 25). Der Grund wird gerade in den »enormen Salzmengen« erblickt, die neben einer Einschränkung der Transpiration geradezu »eine rasche Wasserzufuhr ermöglichen«. Wenn trotzdem die Halophyten xeromorph seien, so müsse die Ursache, »für die große Mehrzahl der Fälle wenigstens, anderswo gesucht werden«.

Damit ist die schon halb angedeutete Hypothese einer »physiologischen Trockenheit« für die Pflanzen am Standort vorläufig zurückgewiesen, und Schimper sieht auf Grund neuer Versuche mit Nicht-Salzpflanzen (Mais) eine erhebliche Hemmung der Assimilation als den springenden Punkt an.

Es ist bekannt, daß diese Hypothese durch die Versuche von Stahl (1894) als unzulässig erwiesen wurde. Schimper gibt auch seinen Irrtum in der »Pflanzengeographie« (1898, S. 100) ausdrücklich zu, verläßt die Assimilationshypothese und sucht im wesentlichen seine Zuflucht bei der früher zurückgewiesenen Annahme einer osmotischen Hemmung der Wurzeltätigkeit. Dies scheint aber nicht allgemein bekannt zu sein; denn noch 1911 und 1912 zitieren Delf und Ruhland (1915, S. 478) ausschließlich »Die indomalayische Strandflora.« Auch sonst wird hier von der »Schimperschen Halophyten-theorie« stets nur im Sinne von 1891 gesprochen.

Durch Schimpers Anerkennung seines Irrtums ist aber eine ganz neue Sachlage von größter Tragweite geschaffen: er ist nämlich jetzt gezwungen, seine früheren Vorstellungen auch bezüglich der Wasserversorgung zu ändern. Und er sieht die Versuche von 1891 plötzlich mit ganz andern Augen an. Die Beobachtungen am Standort sind vergessen, und die

früher klar erkannte Bedeutung der Salzspeicherung für die Wurzeltätigkeit und für die Aufrechterhaltung einer günstigen Wasserbilanz ist auf einmal (1898, S. 96) »unter natürlichen Bedingungen geringer, als man es nach Laboratoriumversuchen annehmen könnte«. Als Grund werden starke Schwankungen der Salzkonzentration des Substrates »bei Sonne und Regen, Sturm und Windstille, Ebbe und Flut« angegeben.

Damit hat durch eines der auffälligsten Beispiele deduktiver Betrachtungsweise die Theorie der »physiologischen Trockenheit« nassen Salzbodens ihre endgültige Fassung und Begründung gefunden. Wir haben nur noch kurz zu prüfen, wie weit die Nachfolger und Kritiker Schimpers ihm hierin folgen, und wie die moderne Physiologie der Wasserversorgung sich zur Theorie stellt.

Der eingehendste Kritiker Holtermann (1902 u. 1907) studierte hauptsächlich die Mangrove. Er kam bei anatomischer und physiologischer Prüfung am Standort bezüglich Xeromorphie und Transpiration zu diametral entgegengesetzten Anschauungen. Trotz Betonung des auffälligen Unterschiedes im anatomischen Charakter zwischen den übrigen tropischen Strand-Assoziationen — von denen er eine, wohl mit Recht, unserer »Quellerformation« gleichsetzt — und denen des nordeuropäischen Meeresstrandes hält er an der Theorie der »physiologischen Trockenheit« fest (vgl. 1907, S. 65—66 u. 93).

Auch Fittings Kritik (1911) richtet sich im wesentlichen gegen die Annahme, die Salzpflanzen suchten sich durch Einschränkung der Transpiration vor zu großer Salzanreicherung zu schützen. Ihm gebührt das Verdienst, diesen Teil der Schimperschen Halophytentheorie endgültig widerlegt zu haben. Die Frage der »physiologischen Trockenheit« berührt er nur kurz und verhält sich zurückhaltend.

In den Bahnen Holtermanns wandelt später v. Faber (1913). Seine Kritik auf Grund von Transpirationsmessungen und Bestimmungen der osmotischen Werte bei Mangrovepflanzen schließt sich an die Fittings an. An der Annahme der »physiologischen Trockenheit« hält er fest.

Die exakteste neuere Arbeit über das Halophytenproblem ist unstreitig die Plumbaginaceen-Studie von Ruhland (1915). Da Ruhland aber Schimper nur nach der »Indomalayischen Strandflora« zitiert, ist seine Stellung zu unserem Problem schwer zu entscheiden. Dasselbe ist der Fall bei Delf (1911). Bezüglich der Frage der Xeromorphie kommt Ruhland auf Grund vergleichender Transpirations- und anatomischer Studien nebst vergleichenden Messungen der Sukkulenten zu Ergebnissen, die m. E. der Theorie der »physiologischen Trockenheit« nicht günstig sind.

Klarer ist die Stellungnahme Renners. Für die bei Mangrovepflanzen nachgewiesene Sackung des Wassergewebes macht er (1915b, S. 679) eine Erschwerung der Wasseraufnahme aus dem nassen salzigen Schlamm verantwortlich. Diese ist aber keineswegs bewiesen. Die Tatsache der nachgewiesenermaßen starken Trans-

spiration jener Pflanzen bei täglich mehrstündigem hohen Sättigungsdefizit der heißen Luft in Verbindung mit der alltäglichen Erfahrung, daß starktranspirierende Pflanzen wie *Impatiens parviflora* in der Sonne auch bei optimaler Wurzelsaugung ihre Turgeszenz verlieren, gestattet nur einen Schluß auf relativ gehemmten Wasserzustrom zu den Blättern. Über eine Hemmung der Wasseraufnahme der Wurzeln am Standort kann auch bei der Mangrove heute noch nichts ausgesagt werden. Da wir aber als sicher annehmen dürfen, auch die Wurzeln der Salzpflanzen werden aus dem Substrat höchstens eine sehr verdünnte Salzlösung aufnehmen, glaubt Renner, »müssen die Wurzeln gegen die osmotische Energie der Bodenlösung arbeiten, der Boden ist also trotz seinem Wasserreichtum ähnlich wie ein sehr kalter physiologisch trocken. Dem entspricht, daß die Salzpflanzen meistens sehr hohe osmotische Drucke haben.«

Man sieht also, die Annahme der »physiologischen Trockenheit« des nassen Salzbodens ist durchaus keine spezifisch Schimper'sche Theorie. Auch von der allgemeinen Physiologie der Wasserversorgung wird sie aufrecht erhalten. Daran konnten auch die wichtigen Delfschen Transpirationsversuche naturgemäß nichts ändern. Denn sie treffen den Kernpunkt des Problems noch nicht: die osmotische Leistung der Wurzeln.

Zusammenfassend können wir also sagen: Es handelt sich nicht etwa darum, einer irrigten Theorie den letzten Stoß zu versetzen, die schon durch die Kritik früherer Forscher schwer erschüttert worden wäre. Vielmehr haben wir es mit einer Theorie zu tun, die sich trotz der Kritik auf Grund der neuesten Experimente hartnäckig behauptet und sogar ein Bestandteil der modernen Stoffwechsel-Physiologie geworden ist. Gerade dieser (meist verkannte) Umstand zwingt mich zu eingehender Diskussion.

## II. Zur Ökologie der Salz- und der Steinkohlenmoore; Bestehen physiologische Beziehungen zwischen der Torfboden- und der Salzboden-Rhizosphäre?

### 1. Rezente Salzmoore.

#### a) Allgemeines.

Warming (1918, S. 358) scheidet rein begrifflich Moor (Torf)- und Salzbodengesellschaften so stark, daß man nach ihm zweifeln könnte, ob auch eine Halophytenvegetation Torf liefern könne. Die Natur kehrt sich nicht an diese logischen Scheidungen. Wenn wir einen Halophytenverein moorbildend finden, so ist er eben als »Salzmoor« charakterisiert. Solche



Salzmoore sind in Küstengegenden verbreitet. In Pommern (vgl. Deecke, 1898 und 1907) kennt man sie teils als primäre »Salzmoore«, teils verdanken sie ihren Ursprung zeitweiligen Überschwemmungen gewöhnlicher Moore von der nahen Küste her.

An der holsteinischen Ostseeküste traf ich ausgesprochene Salzmoore mit einer Torf-Mächtigkeit bis zu 70 cm in verschiedenen Lagunen des Wagrischen Landes und auf dem »Warder«, einer kleinen Insel unmittelbar vor dem Bad Heiligenhafen gegenüber Fehmarn. (Über Salzmoore und damit nicht zu verwechselnden Salztorf aus angeschwemmtem Seegras und sogenannten »Untermeeres-Torf« vgl. Potonié II [1911] und Höhne [1910]).

Es ist kaum zweifelhaft, daß auch bei der Stagnierung des Salzwassers die Anhäufung und allmähliche Karbonisierung der Pflanzensubstanz unter Luftabschluß wesentlich gleich verläuft wie in Flach- und Hochmooren. Wir dürfen solche Salzmoore als besonderen Typus sehr »nährsalz«-reicher Flachmoore ansehen, deren Salzgehalt Hochmoorpflanzen von vornherein fernhält und gewöhnliche Flachmoorpflanzen schon aus osmotischen Gründen sehr bald verdrängt.

Beziehungen zur Ökologie der Hochmoore suchen wir vergebens. Zwar hätten wir in den holsteinischen Salzmooren ein direktes Analogon zu den hypothetischen Steinkohlen-Salzmooren Kubarts zu erblicken, auf die wir später zu sprechen kommen. Allein bei der physiologisch und ökologisch so scharfen und entgegengesetzten Reaktion der einzelnen Vereine auf die Salzanreicherung der Rhizosphäre und ihre osmotischen Folgen dürfen wir eins nicht vergessen: nur in einem bestimmten Übergangsstadium, das die geologischen und hydrographischen Verhältnisse nicht gerade leicht erhalten, kann eine Mischung von Moor- oder gar Hochmoorpflanzen mit Salzpflanzen auf Torfboden eintreten. Meist wird es soziologisch nicht schwer sein, zu entscheiden, ob wir (ökologisch-pflanzengeographisch, nicht rein edaphisch betrachtet) einen Moor- oder einen Halophytenverein vor uns haben. Diesseits und jenseits des Faktorenkomplexes einer solchen »intermediären« Rhizosphäre liegt das physiologisch nasse Wurzelmedium der Moorpflanzen und das (für die Moorpflanzen!) vielleicht physiologisch trockene der Salzpflanzen.

Die bei Hochmoorpflanzen angetroffene Xeromorphie auf der »zuständigen«, physiologisch nassen Rhizosphäre wird auch

in Küstengegenden mit Salzmooren keineswegs ökologisch erklärt durch die Annahme einer Anpassung an zeitweilig »intermediäre« oder gar ausgesprochen salzige Rhizosphäre. Wir sehen nämlich in allen solchen (und ähnlichen) Fällen einer Vermischung von Pflanzenvereinen mit verschiedenen Ansprüchen, gerade auch bei Flach- und Hochmoorpflanzen, zu beiden Seiten einer Zwischen- (Übergangs-) bildung, hier des »Zwischenmoores«, eine reinliche Scheidung statt einer »Anpassung des Benachteiligten«! Die außerordentliche Wirkung der Konkurrenz, die hier viel zu wenig beachtet wird (vgl. dazu die Versuche von Weber [1902, S. 150] mit Hochmoorpflanzen bei Kalkdüngung) läßt eine morphologische Anpassung an physiologische Trockenheit einer Salzhizosphäre pflanzengeographisch ganz bedeutungslos erscheinen. (Über Mischbestände von Flach- und Salzmoorpflanzen an der Nordsee, vgl. Potonié III [1912, S. 145] und II [1911, S. 122].)

Aber selbst wenn der Laboratoriumversuch mit der Zeit auch gleichsinnige molekulare Anpassungen an erschwerte Wasserversorgung erzielen sollte, was darf daraus für die Vermischung der Vereine und Anpassung des Benachteiligten in freier Natur geschlossen werden? Im Laboratorium hat der Organismus Zeit; der Experimentator hat ja auch meist Zeit. In der freien Natur wird erstens nicht mit solcher Liebe für das »Pflegekind« gesorgt; denn es soll ja kein bestimmter Erfolg »erzielt« werden. Zweitens hat die Natur selber als »neutralster« Experimentator gar keine Zeit; die (schon angepaßten) Konkurrenten der »Betroffenen« hindern sie daran.

#### β) Beobachtungen am Standort und im Laboratorium.

Der Standort ist ein Lagunen-Salzmoor auf der kleinen Ostseeinsel »Warder« bei Heiligenhafen. Das Substrat bildet kompakter, stark zersetzter Torf; die Rhizosphäre liegt teils im Niveau des Meereswassers, teils bis 50 cm höher. Auch dann findet man sie infolge der kapillaren Hubkraft des Torfes salzwassergetränkt. Das Rhizosphärenwasser ist von Torfkolloiden gebräunt und reagiert gegen Phenolphthalein schwach alkalisch.

Der edaphische Faktorenkomplex unterscheidet sich also nicht unwesentlich von dem auf mineralischem Salzboden (Schlick der Marschen und des Wattenmeeres der Nordsee oder Quarzsand der äußerten Küste).

Wir sahen früher (1921), daß stark gebräuntes Torfwasser trotz äußerst geringer Acidität giftig wirken kann; denn zwischen der Giftigkeit und dem Säuregrad bestehen nicht notwendig Beziehungen. Es mußte daher auf alkalischem Salzmoor der eigenartigen Kombination von Torf- und Salz-Faktoren besondere Aufmerksamkeit geschenkt werden. Wenn auf irgend einem Substrat unserer Klimate, so durfte auf dem Salzmoor eine Wirkung der angeblichen „physiologischen Trockenheit“ erwartet werden.

Es handelt sich im wesentlichen um 4 Fragen:

1. Findet am Standort Guttation und Blüten statt?
2. Ist eine Sekretion der Salzdrüsen auch an heißen, trockenen Tagen wahrzunehmen?
3. Wie verhält sich zu solcher Zeit die Transpiration und die Öffnungsweite der Stomata?
4. Lassen sich vielleicht aus Transpirationsversuchen in Verbindung mit einer Prüfung des Verhaltens abgeschnittener Blätter Aufschlüsse gewinnen über die osmotische Leistung der Wurzel am Standort zur Zeit stärksten Wasserbedarfs?

#### aa) Guttation, Salzsekretion und Wurzeldruck.

Nachdem Guttation und Blüten sich am Standort der Hochmoorpflanzen als wertvolle Kriterien ungehemmter Wurzeltätigkeit erwiesen hatten (vgl. Montfort 1921), glaubte ich mich ihrer auch bei den Salzpflanzen mit Vorteil bedienen zu können. Zu welcher Tageszeit ich aber Küste und Salzmoore abstreifte, — niemals verhielten sich die Salzpflanzen wie die Moorpflanzen! Ob ich spät in der Nacht oder früh um  $1\frac{1}{2}$  Uhr den nassen Salztorf absuchte, — nie traf der Schein der Taschenlampe an einer Blattspitze oder vorher angebrachten Schnittfläche guttiertes Wasser. Auch dann nicht, wenn besonders ausgesuchte Individuen, normal oder beschnitten, mehrere Stunden zuvor mit Einmachgläsern überdeckt wurden.

Versuchspflanzen: *Aster tripolium*, *Statice Limonium*, *Plantago maritima*, *Triglochin maritimum*, *Lepidium latifolium*, *Salicornia herbacea*.

Um die Wirkung der reinen Salzhizosphäre (ohne Torf-Faktoren) zu prüfen, wurden bei Tagesanbruch Salzsümpfe mit mineralischer Rhizosphäre: sandiger Kies) abgesucht. Während der Strandhafer (*Elymus arenarius*) am Rand der Sümpfe auf relativ trockener Süßwasserrhizosphäre (etwas erhöht) stark guttierte und an Schnittflächen rasch blutete, fand ich auf der Salzhizosphäre Guttation und Blutung weder bei *Plantago maritima*, *Aster tripolium* und *Salicornia*, noch bei *Scirpus mari-*



timus und Tabernaemontani. Nur üppige Exemplare von *Triglochin maritimum*, die in schwach salzigem Wasser standen, zeigten das vom Hochmoor bei der Verwandten *Scheuchzeria* wohlbekannte Bild der seitlich herabhängenden Tropfen; auch hier erneuerten sie sich langsam an der Schnittfläche.

Um eine längere Beobachtung unter möglichst natürlichen Bedingungen zu erreichen, wurden mehrere Stöcke von *Salicornia*, *Aster*, *Spergularia marginata*, *Triglochin maritimum*, *Plantago maritima*, *Statice Limonium* und *Armeria maritima* mitsamt ihrer Salztorfrhizosphäre ausgestochen, im Laboratorium in Einmachgläsern in braunes Torfwasser unmittelbar benachbarter Salztümpel eingestellt und mit Glocken überdeckt. Trotz deutlichem Wachstum (besonders stark bei *Triglochin* und *Spergularia*) konnte weder normal noch an Schnittflächen jemals Blutung wahrgenommen werden. Das änderte sich selbst nach mehreren Wochen nicht, als aus den Torfbällen an manchen Stellen lange Wurzeln herausgewachsen waren.

Ich muß gestehen, diese Beobachtungen an Salzpflanzen in ihrem ausgesprochenen Gegensatz zu denen an Moorpflanzen machten mir sehr zu schaffen. Schien es doch so, als sprächen sie geradezu für Schimper, d. h. wenigstens für eine tatsächliche „physiologische Trockenheit“ des nassen Salzbodens gegenüber dem Süßwasser-Moor.

Welche Vorsicht indessen solche Schlüsse erfordern, zeigen besonders die Beobachtungen auf dem kiesigen Sandstrand der Außenseite des Strandwalles (Salsola-Dünenembryonen). Die Rhizosphäre wird dort nur bei Sturmfluten salzig und schmeckt normal nicht salzig. Während nun die (nicht salzspeichernden) Dünenpflanzen *Ammophila arenaria* und *Elymus arenarius* an den Blattspitzen Tropfen ausscheiden und an Schnittflächen schwach bluten, fand ich bei *Salsola Kali* und *Cakile maritima* unmittelbar daneben weder Guttation noch Blutung.

Wir dürfen aber daraus unmöglich folgern, das normal nicht oder nur äußerst schwach salzige Rhizosphärenwasser bedinge bei jenen halophilen Sandstrandpflanzen »physiologische Trockenheit«, bei den Dünenpflanzen dagegen nicht. Danach scheint es eher, daß manchen Salzpflanzen überhaupt die Fähigkeit zu bluten abgeht. Auch auf dem Hochmoor und auf anderen Böden findet man Pflanzen, die keinen Wurzeldruck besitzen. Sollten sie deshalb allgemein in ihrer Wasseraufnahme gehemmt sein?

Ein Versuch mit *Triglochin maritimum* und *Spergularia marginata*, deren Salztorf-Wurzelballen mehrmals mit Leitungswasser ausgewaschen und schließlich damit getränkt wurden, verlief ohne Erfolg. Allerdings könnte hier der vielleicht zu rasche osmotische Wechsel die Wurzeln ungünstig beeinflusst haben. An diesem Punkt haben neue Versuche einzusetzen. Darüber hoffe ich bald berichten zu können.

Zusammenfassend sei nur gesagt: Ein aus dem Fehlen der Guttation am Standort abgeleiteter allgemeiner Schluß im Sinne Schimpers würde anderen Beobachtungen über die tatsächliche osmotische Leistung der Wurzeln widersprechen. Diese betreffen zunächst die Salzsekretion.

Absichtlich blieb bei den Guttationsbeobachtungen die Frage der Salzsekretion bisher unberücksichtigt. Die Versuche mit beschnittenen Blättern rechtfertigen dies. Denn wo Salzwasser secerniert wurde, geschah dies stets durch aktive Drüsensekretion auf der Blattfläche bei gleichzeitig fehlendem Wurzeldruck!

Entgegen der Annahme Czapeks (1920, S. 454) wurde eine Salzabscheidung am Standort nur bei den Plumbagineen *Statice Limonium* und *Armeria maritima*, und außerdem noch bei *Glaux maritima* gefunden. Bei *Statice* waren die Blätter (besonders unterseits) oft völlig mit einer Salzlauge bedeckt, wie sie Fitting (1911, S. 267) auch bei den Wüsten-Plumbagineen beobachtet hatte.

Fitting möchte die von ihm morgens angetroffene »Salzlauge« analog der Wilsonschen Hypothese der Nectarien-Sekretion durch osmotische Nachsaugung seitens fest ausgeschiedener Salzmassen erklären. Ruhlands (1915 S. 468) Versuche mit *Statice Gmelini* machten es aber sehr wahrscheinlich, daß solche Salzlaugen ihre Entstehung jedesmaligen nächtlichen Sekretionen wäßriger Lösungen verdanken. Da aber Ruhland nur im Laboratorium arbeitete und für den Standort auch an ein »Zerfließen der Salzkruste durch Ansaugung atmosphärischen Wasserdampfes bei feuchter Luft« denkt, waren neue Beobachtungen erforderlich. Ich gebe sie in aller Kürze wieder; sie beschränken sich vorläufig auf die Plumbagineen.

Bei *Statice Limonium* secerniert oft ausschließlich oder sehr überwiegend die Blatt-Unterseite. Zur selben Zeit findet man dort bei der einen Pflanze in der Sonne glitzernde Salzschüppchen, bei einer anderen aber Tropfen von »Salz«-Wasser. Manchmal finden sich sogar auf ein und demselben Blatt kleine Tröpfchen zwischen den Krusten; und dies an sehr heißen und trockenen, dazu windigen Tagen in den frühen Nachmittagsstunden! An anderer Stelle wurden am 10. 9. 21, abends 5<sup>30</sup> Blätter von *Statice* auf beiden Seiten stark secernierend angetroffen; besonders große Tropfen waren auf der Unterseite ausgeschieden. Es war ein heißer Tag, und die Pflanzen standen im direkten Sonnenschein (die Unterseite allerdings meist beschattet). Rel. Luftfeuchtigkeit mangels Hygrometer leider unbekannt.

Auch bei *Armeria maritima* wurden tagsüber Tröpfchen auf den Blättern über den Drüsen beobachtet. Bei Pflanzen, die mehrere Wochen in natürlichem Wurzelmedium (Torf, salzwassergesättigt) gestanden hatten, konnte im Laboratorium nach Abwaschen der Salzkrüstchen beiderseits neue Tropfenabscheidung hervorgerufen werden. Ein abgeschnitten daneben liegendes Blatt desselben Stockes zeigte im feuchten Raum nur schwache Sekretion auf der Oberseite.

Die Beobachtungen über das Verhalten von *Statice Limonium* am Standort werden durch Ruhlands Versuche an *Statice Gmelini*, die unter ähnlichen Bedingungen lebt und auch

anatomisch weitgehend übereinstimmt, in ein besonderes Licht gerückt. Rühländ (1915, S. 427) konnte nämlich mit Wasserkulturen zeigen, daß die Energie der Wasserabscheidung bei der Sekretion, obwohl diese nicht auf Wurzeldruck beruht, von der Geschwindigkeit des Zustroms abhängt. Sobald die Wurzeltätigkeit durch Osmotica gehemmt ist, hört die Sekretion sogleich auf! Schon vorhandene Salzkrusten bleiben trocken, genau wie bei Wasserkulturen in trockener Zimmerluft, wo trotz ungehemmter Wurzeltätigkeit die Lösung offenbar schon im Porenkanal der Drüsen eintrocknet (vgl. Rühländ, S. 468).

Somit dürfen wir in den am Standort auch in den Mittagsstunden, selbst an heißen Tagen beobachteten Tropfen einer „Salzlauge“ vielleicht sogar ein Kriterium für starke osmotische Leistung der Wurzel, d. h. für ungehemmte Wasseraufnahme erblicken. Es versöhnt uns einigermaßen für die Unbrauchbarkeit des sonst so wichtigen Merkmals der Guttation und hat bloß den Nachteil, daß es für die meisten Salzpflanzen nicht anwendbar ist. Immerhin soll es im Laboratorium näher geprüft werden.

#### ββ) Transpirationsversuche und Rückschlüsse auf die Wasserbilanz.

Die bekannten Versuche von Delf (1911) lassen noch manche Frage offen. Da sie die Stomata von *Suaeda maritima* und *Atriplex portulacoides* stets geschlossen fand, bestand die Möglichkeit, auch andere Salzpflanzen verhielten sich so und damit anders als *Salicornia* und *Aster tripolium*. Allerdings war nicht zu vergessen, daß Delf im Laboratorium arbeitete. Ihre Ergebnisse sind zudem ausschließlich mit abgeschnittenen Zweigen und an losgetrennten Epidermen gewonnen. Unversehrte Blätter in Verbindung mit den Stöcken am Standort konnten sich anders verhalten. Die Entscheidung zwischen den entgegengesetzten Anschauungen von Stahl (1894) und Rosenberg (1897) erforderte 1. neue Versuche am Standort, 2. die Anwendung der Infiltrationsmethode<sup>1</sup> neben der von beiden Autoren verwendeten Kobaltpapiermethode. Nur so konnte das Verhalten des Stomata und ihr Anteil an der Transpirationsgröße genauer ermittelt werden.

<sup>1</sup>) Diese war noch unbekannt, als Diels (1898) und Benecke (1901) die Angaben Rosenbergs am Standort nachprüften.



Versuchspflanzen: *Elymus arenarius*, *Aster tripolium*, *Artemisia maritima*, *Triglochin maritimum*, *Plantago maritima*, *Statice Limonium*, *Lepidium latifolium*, *Cakile maritima*, *Honkenya peploides*, *Eryngium maritimum*.

Ich bringe nur kurz einige Ergebnisse. Protokolle folgen nach Fortsetzung der Versuche in einer ausführlichen Halophyten-Arbeit.

1. Die Angaben Rosenbergs werden bestätigt. Die Transpiration ist allgemein sehr stark, in vielen Fällen auf der Blattoberseite stärker als auf der Unterseite. Selbst die xeromorphe *Artemisia maritima* mit ihrem starken Haarüberzug (hier nur mit Stahls Methode geprüft) zeigt erstaunlich hohe Wasserabgabe, auch nach Erneuerung des Papiers; desgl. *Eryngium* trotz dem Wachsüberzug.

2. Die Stomata verengern sich bei starker Unterbilanz der Blätter (bei gestörtem Zustrom) relativ rasch.

3. Um je einen Vertreter der secernierenden und nicht secernierenden Salzpflanzen mit relativ breiter Transpirationsfläche zu vergleichen, wurden *Statice Limonium* und *Aster tripolium* in der Mittagshitze geprüft. Beide zeigen auf gleicher Rhizosphäre unmittelbar nebeneinander gleiches Verhalten: Stomata beiderseits offen. Transpiration sehr stark. Abgeschnittene Blätter zeigen in der Sonne bald starke Herabsetzung der Wasserabgabe. Diese tritt oberseits durch rascheren Spaltenschluß erheblich früher ein als unterseits.

Die Blätter von *Aster tripolium* welken abgeschnitten in der Sonne neben den Stöcken ziemlich rasch; Spaltenverengung und Welken bei gleichbleibenden atmosphärischen Bedingungen zeigen damit die Notwendigkeit des raschen Wasserzustroms bei den turgeszenten Blättern an. Damit wird aber das Verhalten der Stomata und die Turgeszenz der Blätter am Standort zu einem Kriterium der Wasserbilanz. Wenn ich auch vorläufig noch keine quantitativen Angaben machen kann, so erhellt doch aus den Beobachtungen, daß an heißen, trockenen Tagen sehr viel Wasser gebraucht wird zur Aufrechterhaltung der beobachteten Turgeszenz und offener Stomata. Es muß also geliefert werden. Mangels unterirdischer Wasserspeicher, auf die noch besonders zu achten wäre, dürften die Wurzeln wesentlich daran beteiligt sein. Jedenfalls sprechen die Beobachtungen an *Aster tripolium* sehr dagegen, daß die Wurzel gleichzeitig unter „physiologisch trockenen“ Verhältnissen arbeitet. Spätere Versuche mit künstlicher osmotischer Hemmung der Wurzel am Standort sollen die Frage entscheiden.

Die Prüfung der Transpiration führt also vorläufig zum selben Ergebnis wie die Beobachtung der Sekretion: Die osmotische Leistung der Wurzel muß zur Zeit des stärksten Bedarfs erheblich, jedenfalls aber physiologisch ausreichend sein.

## 7) Erledigung eines Einwandes und Aufgaben künftiger Forschung.

An die Folgerungen aus den Versuchen mit *Aster tripolium* könnte sich der Einwand heften: äußerliche Turgeszenz besagt für die Wasserbilanz selbst eines hygromorphen Blattes gar nichts; mit ihr kann ein weitgehendes »incipient drying« verbunden sein, mithin eine starke Unterbilanz.

Bezüglich unserer Folgerungen wäre der Einwand unbegründet. Bei Hygrophyten scheint nämlich äußerliche Turgeszenz trotz hohem »relativem Defizit« der Wasserbilanz (vgl. S. 106) nur bei stark herabgesetztem Gesamt-Wasserverkehr möglich zu sein. Das zeigen unsere Bilanzversuche mit *Impatiens parviflora* (vgl. S. 139) deutlich. Das »incipient drying« kann in solchen Fällen offenbar nur bei weitgehendem Spaltenschluß längere Zeit auf die Einzelbestandteile des (nur noch schwach transpirierenden) Organes beschränkt bleiben, ohne daß die Gesamt-turgeszenz des Blattes verändert erscheint. Wenn ich also am Standort bei einer hygromorphen Salzpflanze mittels Infiltrations- und Kobaltpapiermethode an außergewöhnlich heißen und trockenen Tagen weite Stomata und starke Transpiration finde, so ist die gleichzeitig beobachtete Turgeszenz des leicht welkenden Blattes, wie ich glaube, trotz zweifellos vorhandenem »incipient drying« ein Beweis für starken Gesamt-Wasserverkehr. Das bedeutet aber in unserem Fall ungehemmte Wurzeltätigkeit.

Die indirekte Natur der obigen Schlußfolgerung dürfte also ihrer physiologischen Beweiskraft für unser Problem, wenn ich nicht irre, wenig anhaben. Immerhin ist natürlich zuzugeben, daß sie durch Versuche im Laboratorium besser erhärtet werden muß. Wir kommen gleich darauf zurück.

Ich wage nicht einmal für die Beobachtungen am Standort über fehlende Guttation und die Verhältnisse der „Salzlagunen“ zu entscheiden, ob sie für die Salzhizosphäre überhaupt gelten, und hoffe diese Fragen im kommenden Sommer auf einer längeren Küstenreise an der Nord- und Ostsee eingehender und mit besseren Mitteln studieren zu können. Allgemeine Schlüsse aus den Beobachtungen auf Küsten-Salzmooren der Ostsee verbieten sich schon darum, weil hier Ebbe—Flut fehlt und damit ein edaphischer Faktor, der für die Wurzeln der Wattenmeer-Schlickpflanzen, insbesondere in der Nähe der Flußmündungen, periodisch extreme Bedingungen schafft (vgl. dazu Gessner, 1920).

Für die Laboratoriumsforschung wird die nächste Aufgabe die sein, mit dem Potometer die Wasserbilanz bei »absalzenden« und bei nicht secernierenden Halophyten in Salz- und Nährlösung vergleichend zu untersuchen. Insbesondere wäre zu prüfen, ob das von Ricôme beim Übergang von Salz-

in Nährlösung ermittelte starke »relative Defizit« der Wasserbilanz von 40  $\frac{0}{10}$  bei dauerndem Aufenthalt im Salzwasser überhaupt noch höher ist als bei den Vergleichspflanzen in Nährlösung. Auch ist den Verhältnissen der Salzsekretion gleichzeitig größte Aufmerksamkeit zu widmen.

Am Standort wird eine Prüfung des Salzgehaltes des Rhizosphärenwassers im Vergleich zum osmotischen Wert der Wurzelzellen nebst einer vergleichenden mikrochemischen Prüfung von Blatt und Wurzel auf den verschiedensten Substraten wichtige Aufschlüsse geben. Und endlich dürfte eine vergleichende Untersuchung der Permeabilität für Seesalz zwischen Blatt- und Wurzelzellen bei secernierenden und nicht »absalzenden« Halophyten manche Fragen fördern, die schon von Ruhland angeschnitten sind. Auch hier wäre besonderer Wert auf die Verschiedenheit oder Gleichheit der edaphischen Bedingungen zu legen.

Selbst das morphologische Problem könnte wesentlich gefördert werden, wenn man mehr als bisher nicht den großen Assoziations-Komplex der »Strand-« oder gar der »Salzpflanzen« untersuchen, vielmehr sich auf eine vergleichende Prüfung innerhalb einzelner Gattungen ausgesprochener Sumpf- (u. Moor-) Pflanzen beschränken würde. Ansätze zu solcher vergleichenden Betrachtung gewöhnlicher und halophiler Sumpfpflanzen (z. B. der Gattungen Triglochin, Armeria, Juncus, Scirpus, Plantago) findet man bei Lésage (1890), Chermeson (1910) und Ruhland (1915).

## 2. Steinkohlenmoore.

So wenig die Xeromorphie bei Hochmoor- und Salzpflanzen auch im Sinne Schimpers bezüglich der Art der »physiologischen Trockenheit« etwas Gemeinsames zu haben scheint, — man ist in der Phytopaläontologie nicht davor zurückgeschreckt, eine gewisse Ähnlichkeit im Habitus auf ein gemeinsames Agens zurückzuführen. Kubart (1912) denkt bezüglich der (übrigens zweifelhaften) Xeromorphie der Steinkohlenflora an den Salzgehalt des brackigen oder salzigen Meerwassers und vergleicht die Wachstumsbedingungen der Steinkohlen-Moorpflanzen mit denen der tropischen Mangrove.

Gothan (1914, S. 824) bezweifelt, wie mir scheint mit Recht, die Richtigkeit dieser Anschauung. Auf die Nähe des Meeres und zeitweilige Überschwemmungen deuten zwar bei den paralischen Steinkohlenbecken die ausgesprochen marinen Ein-



lagerungen<sup>1</sup>. Allein die limnischen Becken zeichnen sich durch den gänzlichen Mangel mariner Horizonte aus. Hier kann das Agens also nicht wirksam gewesen sein. Meines Wissens ist aber nichts darüber bekannt geworden, daß etwa die Pflanzenreste aus den (paralischen) Ruhr-, Aachener und oberschlesischen Kohlenbecken gegenüber den (limnischen) Becken des franz. Centralplateaus, des Saarbeckens, der niederschlesischen und mittelböhmischen Becken sich durch besondere Xeromorphie auszeichneten. Im übrigen ist aber daran zu erinnern, daß die beobachtete »Xeromorphie« auf Grund der Untersuchung von Abdrücken, bei der seltenen Möglichkeit gute Querschnitte zu erhalten, sehr kritisch aufzufassen ist, — ganz abgesehen davon, daß bei den höheren Pteridophyten vielfach anatomische Charaktere vorliegen, die wohl mit mehr Recht phylogenetisch denn ökologisch zu beurteilen sind.

Was lernen wir aber aus dem Studium der Salzmoore für das physiologische Problem der Steinkohlemoore? Die ontologische Methode der Paläontologie (vgl. Walther, 1893, S. 9) ist die einzige, deren Schlüsse hier Beachtung verdienen. Die schon von Walther betonten Einschränkungen ihrer Beweiskraft bleiben natürlich auch für unseren Fall bestehen. Allein die Wahrscheinlichkeit, die karbonischen Flachmoorpflanzen hätten sich bei Herstellung einer Salzhizosphäre wesentlich anders verhalten, als wir es bei den heutigen Moorpflanzen beim Übergang vom Flach- zum Salzmoor beobachten, ist äußerst gering. Auch bei Steinkohlen-Mooren dürfte eine Transgression des Meeres, die schließlich zu den marinen Horizonten der paralischen Becken führte, physiologisch und pflanzengeographisch dieselbe Wirkung gehabt haben wie bei küstennahen Flachmooren der Gegenwart. Physiologische Beziehungen zwischen Süßwasser- und Salz-Torfrhizosphäre im Sinne Kubarts müssen also, wie ich glaube, für die Steinkohlenmoore abgelehnt werden.

So scheint mir also das Problem der »physiologischen Trockenheit« der Steinkohlen-Moore trotz der interessanten Bemühungen von Dachnowski (1911), Kubart (1912), Halle (1915) u. a. selbst anatomisch bezüglich der Xeromorphie noch viel zu wenig geklärt, als daß man es heute mit Erfolg unternehmen könnte, über die Frage einer »physiologischen Trockenheit« palaeozoischer Moore und damit über eine Sonderfrage ihrer Ökologie etwas auch nur annähernd brauchbares an den Tag zu fördern.

<sup>1</sup>) Für das Vorkommen salzhaltiger Wässer im produktiven Karbon Nordfrankreichs macht Ochsenius (1901) das Eindringen von Meereswasser in die fossilen Wälder verantwortlich. Auch ein geringer Borgehalt in Steinkohlenlagern dürfte analog erklärt werden.

## B. Das Problem der Xerophyten auf nassem Substrat und die Hypothese einer „physiologischen Trockenheit“ in früheren Zeiten.

Die Verknüpfung der Ricômeschen Bilanzversuche an Halophyten mit unseren Beobachtungen am Standort der Salzpflanzen und den Messungen des osmotischen Wertes von Gessner läßt für das Problem der Wasserversorgung vor allem 3 Schlüsse zu:

1. Bei Pflanzen, die dauernd mit hohen osmotischen Gegenkräften des Substrates und mit raschen Schwankungen des Außendruckes zu rechnen haben, wird eine Änderung der osmotischen Verhältnisse im Substrat bald wieder die normalen Energiepotentiale zwischen Wurzel und Außenmedium herbeiführen.

2. Der von Ricôme beim Übergang von Nähr- in Salzlösung gefundenen Bilanzverschlechterung muß eine ökologische Beweiskraft für die Frage der »physiologischen Trockenheit« am Standort der Salzpflanzen abgesprochen werden.

3. Die am Standort auf dauernd salzwassergetränktem Boden (Salztorf) wachsenden Pflanzen zeigen eine starke osmotische Leistung ihres Wurzelsystems.

Der Unterschied zwischen Halophyten und Nicht-Halophyten bestände also hinsichtlich der heutigen Wurzelsaugung nur darin, daß jene molekular an wesentlich konzentriertere Bodenflüssigkeit angepaßt sind als diese. Dadurch bekäme aber das Problem dasselbe Gesicht wie bei den Hochmoorpflanzen: Hygro- und Xerophyten verhalten sich gleich; die angebliche »physiologische Trockenheit« besteht lediglich heute nicht mehr.

Es scheint zunächst so, als ob auf diesem Wege die Frage der Xeromorphie auf nassem Substrat doch noch eine direkte ökologische Lösung fände. Sobald die Pflanzen nämlich nicht gezwungen sind, aus physikalischen Gründen dauernd in bestimmter Weise zu reagieren, sobald vitale Vorgänge Giftwirkung wie mechanischen Erfolg allmählich paralysieren können, kann man auf Grund der heute bei ihnen fehlenden Wirksamkeit angeblich hemmender Agentien nichts darüber aussagen, wie sich die Wasserbilanz gestaltete zu der Zeit, da ihre Verfahren zum erstenmal mit jenen Agentien in Berührung kamen.

Bezüglich der Hochmoorpflanzen, für die ich in Laboratorium — und Standortversuchen den Nachweis liefern konnte, daß ihre Wasseraufnahme aus saurem Moorwasser selbst nach Wochen und Monaten nicht gehemmt ist, bliebe also immer die Mög-

lichkeit zu überlegen, daß sie im Diluvium oder frühen Postglazial ebenso auf den Einfluß des sauren Moorwassers reagiert haben könnten, wie heute die meisten Nicht-Hochmoorpflanzen. Eine Hemmung der Wasseraufnahme und die Schaffung eines starken Mißverhältnisses zwischen Aufnahme und Abgabe könnte dann bei manchen Formen zur Ausbildung der Xeromorphie geführt haben. Diese könnte sich weiterhin in starrer Fixierung auch dann noch erhalten haben, als längst eine wasserökonomische Anpassung an das ursprünglich giftige Moorwasser erfolgt war. Daß in der Tat bei strukturellen Ökologismen eine solche starre Fixierung vorkommen kann, haben wir früher (1918) bei der Xeromorphie der immergrünen Ericaceen im Anschluß an Stenström hervorgehoben.

Für wirklich xeromorphe Salzpflanzen gälte *mutatis mutandis* dasselbe. Bleiben wir indes bei den Moorpflanzen. Zu dieser Möglichkeit wäre zweierlei zu sagen: erstens verlassen wir damit den Boden der von uns erstrebten induktiven Ökologie und hätten zu überlegen, ob nicht ein bescheidenes Schweigen jeder Spekulation vorzuziehen sei. Zweitens bliebe nach wie vor rätselhaft, weshalb nur ganz bestimmte Hochmoorpflanzen xeromorph sind, die meisten anderen aber, obwohl genau denselben Bedingungen ausgesetzt wie jene, weder zur Ausbildung einer Xeromorphie, noch, wie osmotische Studien zeigen, zu analog wirkenden molekularen Oekologismen gezwungen wurden. Man müßte auch hier wieder zu verzweifelten Hilfshypothesen greifen. Doch wollen wir hiervon ganz absehen.

Zunächst erhebt sich die Frage, ob denn die Störung der Wasserbilanz durch einen edaphischen Faktorenkomplex, der dem heutigen gleichzusetzen ist, so groß angenommen werden darf, daß xeromorphe Modifikationen den Besiedlern jener ersten Sphagneten wasserökonomisch bereits einen Vorteil und damit das Übergewicht verschafften über weniger glückliche Konkurrenten.

Wir können nur von Befunden an Nicht-Hochmoorpflanzen ausgehen; denn als solche hätten wir die ersten phanerogamen Besiedler der glazialen Sphagneten aufzufassen. Unsere früheren Versuche an solchen Pflanzen (vgl. 1921) zeigten aber einmal deutlich, daß die Hemmung der Wasseraufnahme nur



langsam einsetzt und auch nach längerer Zeit nicht erheblich ist oder wenigstens zu sein braucht. Außerdem fanden wir, daß die Hemmung durch Vergiftung der Wurzeln verursacht wird, und können uns angesichts des heute bei hygro- und xeromorphen Hochmoorpflanzen gleicherweise angetroffenen gesunden Zustandes des wohlentwickelten Wurzelsystems schwer vorstellen, daß die Anpassung an diese Vergiftung auf dem Umwege der Xeromorphie stattgefunden haben soll. Erstens wäre damit die Vergiftung der Wurzeln nicht beseitigt, zweitens hat diese auch ohne Xeromorphie in der Tat stattgefunden; das lehren uns die Hochmoor-Hygrophyten. Drittens kann man schon aus dem verschiedenen Grad der heutigen Giftwirkung auf Nicht-Hochmoorpflanzen und aus dem Auftreten »akzessorischer« Hochmoorpflanzen (vgl. 1918, S. 303) schließen, eine Anpassung der Wurzeln, zu der kein morphologischer »Aufwand« nötig ist, habe leicht erfolgen können oder doch leichter als eine solche der Transpirationsorgane. Gerade die akzessorischen Hochmoorpflanzen sind in dieser Hinsicht besonders beweiskräftig. Der Mangel ausgeprägter Xeromorphosen in diesen von der Natur selbst durch unzählige Generationen hindurch angestellten »Kulturversuchen« muß weit höher bewertet werden als entsprechende Ergebnisse in Laboratoriumsversuchen. Aus demselben Grund verzichtete ich von vornherein auch auf »künstliche« Kulturversuche am Standort.

Wenn wir also heute die Hochmoorflora zusammengesetzt finden aus Hygrophyten und Xerophyten und bei den ersten auch auffällige molekulare Ökologismen zur Sicherung der Wasserbilanz vermissen, so sind wir auch bezüglich der Ökogenese bei den xeromorphen Formen durchaus nicht genötigt (ja vielleicht nicht einmal berechtigt), sie aus irgendwie entstandener starker Unterbilanz als Folge einer allgemeinen »physiologischen Trockenheit« der Hochmoore in früheren Epochen abzuleiten.

Selbst die von mir früher (1918) herangezogene Erklärung als Folge des frühen Austreibens zu der Zeit, da das Moor noch mehr das Äquivalent der nordischen Tundra ist, als während der übrigen Vegetationsperiode — eine Meinung, die

sich auf die anatomischen Befunde und die Identität der meisten beweiskräftigen Hochmoor-Xerophyten mit Glazialrelikten stützt — bleibt durchaus eine unbewiesene und niemals beweisbare Annahme.

Allein sie unterscheidet sich, wie ich glaube, von allen übrigen Hypothesen zur Erklärung der Xeromorphie auf dem Hochmoor dadurch, daß sie nicht mit anderen Tatsachen im Widerspruch steht. Schon in meiner Dissertation (1918 S. 337) habe ich die Einschränkung gemacht, es dürfte sehr schwer sein, eine Entscheidung darüber herbeizuführen, welche Wirkung dem nach-eiszeitlichen und in manchen Gegenden heute noch bei uns vorhandenen nordischen Faktorenkomplex beim Austreiben der xeromorphen Wollgräser und *Scirpus caespitosus* zukommt gegenüber der jedenfalls viel tiefer greifenden Wirkung der Eiszeit und der frühen Postglazialzeit, in der ja die meisten Hochmoore als Ausfüllung glazialer Wannen entstanden sind. Trotz obiger Einschränkungen ist diese Hypothese ein letztes Refugium, zu dem man resigniert immer wieder seine Zuflucht nehmen möchte.

Mehrere Jahre durchgeführte Gewächshauskultur auf Mineralboden ließ bei *Eriophorum vaginatum* die Xeromorphie der Atemhöhle nur gering zurückgehen. Das Wesentliche der eigenartigen Struktur blieb bestehen. Es liegt also offenbar eine »alte« Anpassung vor, zu deren Ausbildung die ontogenetische<sup>1)</sup> Induktion gar nicht mehr nötig ist, eine Anpassung, die heute vielleicht schon »Organisations-Merkmal« ist. Der Befund spricht eher für die Hypothese der glazialen oder noch älteren Induktion der Xeromorphie.

Was aber die Xeromorphie der Halophyten, insbesondere der sukkulenten, anlangt, sollte angesichts der physiologischen Versuche von Delf und Kamerling eines doch nicht vergessen werden: Hat Salzanreicherung nun einmal bei

<sup>1)</sup> Wie bedeutungslos die ontogenetische Einwirkung für die Entstehung der Struktur ist, erhellt bei *Eriophorum vaginatum* auch aus folgender Tatsache. Die interkalaren Wachstumszonen der Halme zeigen die »Schutzzellen« der Atemhöhlen (vgl. 1918, p. 322) schon zu der Zeit, da die Epidermis noch von der eng anliegenden Blattscheide umgeben ist. Auf diesem Stadium kann die Atemhöhle bzw. die Spaltöffnung noch nicht einmal funktionieren.

vielen Pflanzen Sukkulenz zur Folge, wie Zink- und Serpentinboden gewisse ökologisch ganz unerklärliche Eigenschaften der Galmei- und Serpentin-Flora, so ist die Reduktion der Oberfläche der sukkulenten Salzpflanze, auf die so viel Wert gelegt wird, eine rein stereometrische Folgeerscheinung, über die wir Botaniker uns weder morphologisch noch physiologisch den Kopf zu zerbrechen brauchen.

Zum Schluß ein Wort über Schimper, von dem die nun abgeschlossenen jahrelangen Studien über das Problem der Hochmoorpflanzen ihren Ausgang nahmen. Ich habe die Grundlagen seiner Theorie eingehend studiert und bin bestrebt gewesen, ihre (allerdings nirgends genügend klargelegten) Gedankengänge, ursprünglich als ihr Anhänger, zu Ende zu denken. Denn das hat ihr Schöpfer auszuführen unterlassen.

Wenn schon hierin ein Fehler und zugleich in der Unzulänglichkeit der mit Notwendigkeit zu ziehenden Folgerungen — wie bei jeder Theorie, so auch hier — ein sicheres Kriterium für den Irrtum der Gedankengänge erblickt werden durfte, so will mir scheinen, als ob die zwar »sine ira«, doch keineswegs ohne »studio« durchgeführte positive Kritik der ökologischen und physiologischen Grundlagen eine entscheidende Verurteilung nach sich gezogen habe.

Es drängt mich aber, von dieser interessanten Theorie, die dem mehr deduktiv veranlagten Kopf eines genialen und große Zusammenhänge ahnenden Forschers entsprungen ist, nicht zu scheiden, ohne auf einen Punkt ausdrücklich hinzuweisen.

Möge es auch gelungen sein, eine besondere Theorie Schimpers als in ihren Voraussetzungen und Grundlagen irrig zu erweisen<sup>1</sup>, — im weiten Rahmen der von ihm geschaffenen »Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage« ist dieser Nachweis von untergeordneter Bedeutung. In der

<sup>1</sup>) Der Verf. ist sich durchaus darüber klar, daß es ihm nicht gelungen ist, die Frage der Xeromorphie, von der Schimper ausging, restlos zu lösen. Er machte es sich lediglich zur Aufgabe, die Theorie der »physiologischen Trockenheit« einer Prüfung zu unterziehen; nur diese Frage ist auf induktivem Wege zu entscheiden!



Geschichte der Pflanzengeographie wird jenes Werk trotz dieser und anderer noch in ihm steckender Irrtümer ein Markstein der vertieften Auffassung des Gegebenen sein. Es ist ein Wendepunkt, der im Verein mit Warmings fast gleichzeitig erschienener »Ökologischer Pflanzengeographie« die heutige Geobotanik als kausal forschende Wissenschaft von den Beziehungen zwischen Pflanzenwelt und Erde wesentlich mit hat schaffen helfen.

## Kurzer Überblick der Arbeit und Zusammenfassung einiger Ergebnisse.

### 1. Experimentelles.

Im Anschluß an frühere qualitative Studien über den Einfluß des sauren Moorwassers auf die aktive Wurzelsaugung wird die passive Wurzelsaugung und die Wasserbilanz in Nährlösung, Salzlösung und verschiedenen Hochmoorwässern vergleichend untersucht. Als Versuchspflanzen dienen *Zea Mays*, *Impatiens parviflora* und *Phaseolus multiflorus*.

1. Im Gegensatz zu den Ergebnissen von Vesque und Eberdt an anderen Pflanzen wird bei *Impatiens parviflora* und *Zea Mays* unter mittleren atmosphärischen Bedingungen der Bilanzquotient  $\frac{T}{A}$  meist erheblich größer als 1 gefunden.

Durchschnittswert des relativen Defizits (in % der Transpiration) bei *Impatiens*: 5,55 %.

2. Verhältnisquotient und Defizitquotient hängen schon in diffusem Tageslicht sehr eng von der Helligkeit des Himmels ab.

3. Um Mängel der Vesqueschen und Ricômeschen Bilanzversuche auszugleichen, wird an ein und derselben Pflanze der Einfluß mäßig starker Salzlösungen (Zusatz von 1%  $\text{CaCl}_2$  zu Knop) bei gleichbleibenden Transpirationsbedingungen studiert.

4. Die rasche und starke Hemmung der Aufnahme eilt derjenigen der Abgabe voraus. Dadurch kommt es oft zu solchen Defiziten, daß schon im Verlauf einer Stunde trotz erheblich herabgesetzter Transpiration Welken eintritt. Dabei kann das absolute Defizit um 500 % steigen und  $\frac{2}{3}$  der gesamten Transpirationsgröße ausmachen.

Wenn kein Welken eintritt, läßt sich zeigen, daß das Anfangsdefizit durch weniger steiles Fallen der Aufnahmekurve erheblich geringer ist (z. B. nur 159% höher als in Nährlösung).

5. Die Versuche mit Hochmoorwässern lassen in erwartetem Gegensatz zu den früheren Guttationsversuchen die wasserökonomische Wirkung der ersten Phase der Giftwirkung des Moorwassers als Förderung der Aufnahme meist vermissen. Das Fehlen einer Hemmung der Aufnahme im Sphagnumwasser während mehrerer Stunden bis zwei Tagen widerlegt die Schimpersche Theorie der *physiologischen Trockenheit* auch quantitativ.

Im sekundären Torfwasser als stärkerem Moorextrakt decken sich vielfach die Befunde der Beeinflussung der aktiven und der passiven Wurzelsaugung. Eine deutliche Förderung der Aufnahme in den ersten Stunden ist aber auch hier nicht allgemein festzustellen. Die individuellen Unterschiede sind groß.

Die zweite Phase der Giftwirkung kann sich als Hemmung im sekundären Torfwasser schon nach 24 Stunden äußern, meist tritt sie erst viel später ein. Erhöhung des Wasserbedarfs durch Steigerung der Transpiration läßt auch nach 20stündiger Einwirkung des sauren Moorwassers die Wurzeltätigkeit entsprechend verstärken. Bei *Phaseolus* erwies sich die Wasseraufnahme aus sekundärem Torfwasser selbst nach 15 Tagen erst um 50% herabgesetzt.

6. Beim Übergang von Nährlösung in Hochmoorwasser ist weder die Aufnahme gehemmt noch die Abgabe gesteigert. Es kommt also nicht zur Schaffung einer ungewöhnlichen Unterbilanz. Auch nach 2 Tagen brauchen sich die Bilanzverhältnisse nicht geändert zu haben; Steigerung der Transpiration durch stärkere Beleuchtung verändert das Defizit im Hochmoorwasser nicht anders als in Nährlösung.

7. Zum Vergleich herangezogene Beeinflussung der Wurzel mit stark salzsaurer Nährlösung ergibt trotz völliger Aufhebung der Turgeszenz der Wurzeln ein wesentlich anderes Bilanzbild als die osmotische Hemmung. Der viel weniger sterile Abfall der Aufnahmekurve verhindert das Welkwerden der Blätter. Nach 18 Stunden ist bei stark herabgesetztem Wasserverkehr das absolute Defizit zwar geringer als in Nährlösung, doch

beträgt es fast ein Drittel der Transpiration. Diese selbst hält sich durch relativ reichliche Zufuhr selbst bei abgetötetem Wurzelsystem 2 bis  $3 \times$  so hoch als bei unterbundener Zufuhr in starker Salzlösung.

## 2. Theoretisches nebst Beobachtungen auf Salzmooren.

Es wird versucht, die experimentellen Erfahrungen mit Salzlösung und Hochmoorwasser in Verbindung mit Beobachtungen am Standort wenigstens vorläufig für die Frage der Xeromorphie auf Salz- und Hochmoorboden zu verwerten. Das gemeinsame Problem der »physiologischen Trockenheit« führt zu einer vergleichenden Ökologie der Hochmoor- und Salzpflanzen.

1. Voraussetzung dazu ist eine Kritik der soziologischen, anatomischen und physiologischen Behandlung des Halophytenproblems seit 1890. Unter Ausschluß jeder Polemik sucht sie den heutigen Zustand zu verstehen als ein Übergangsstadium der »physiologischen Pflanzengeographie« von einer Laboratoriumswissenschaft zu einer induktiven Ökologie am Standort. Einige historisch verständliche Irrtümer wie auch das Einschlagen von experimentellen Wegen, die nicht zum Ziel führen, lassen sich symptomatisch erklären. Sie sind Ausdruck einer Arbeitsweise, der es noch nicht in Fleisch und Blut übergegangen ist, daß der Schritt vom Laboratorium zum Standort (und umgekehrt) bei der Behandlung pflanzengeographischer Fragen außer einer Änderung der Mittel vor allem eine geistige Umstellung erfordert.

2. Zu Beobachtungen am Standort auf dauernd salzwassergetränkter Rhizosphäre dienen Lagunen-Salzmoore der holsteinischen Ostseeküste.

3. Der Vergleich mit dem primären Hochmoor führt zu einem überraschenden, fast paradoxen Ergebnis:

Auf dem Hochmoor überwiegen physiognomisch die Xerophyten, doch beweist die überall vorhandene aktive Wurzelsaugung allgemein eine starke osmotische Leistung der Wurzeln.

Auf dem Salzmoor überwiegen die hygromorphen Halophyten, und das fast allgemeine Fehlen von Guttation und Blutung scheint (besonders in seinem Gegensatz zu Dünen-



pflanzen) eine geringe osmotische Leistung der Wurzeln anzuzeigen.

4. Wenn auch hier noch manche Frage ungelöst ist, führen doch Beobachtungen über das Auftreten von »Salzlaugen« auf den Blättern nebst Transpirationsversuchen zu Ergebnissen, die der Schimperschen Theorie nicht günstig sind. Das Verhalten der Stomata und die Turgeszenz bei stark transpirierenden Halophyten mit breiten Blättern zwingt zu dem Schluß: gerade bei stärkstem Wasserbedarf muß die osmotische Leistung der Wurzel auch in dauernd salzwassergetränkter Rhizosphäre physiologisch ausreichend sein. Weitere Versuche am Standort und im Laboratorium sollen diese Fragen vertiefen.

5. Für die aus Hygro- und Xerophyten zusammengesetzte Hochmoorflora sind wir nach Widerlegung der Schimperschen Theorie nicht berechtigt, bezüglich der Ökogenese der xeromorphen Typen auf eine entsprechende allgemeine »physiologische Trockenheit« der Hochmoore in früheren Epochen zurückzugreifen. Entweder müssen die edaphischen und klimatischen Faktoren damals wesentlich ungünstiger und ohne eigentliche »Gift«-wirkung wasserökonomisch wirksamer gewesen sein als heute, oder der »Standort« fand jene Xerophyten bei seiner Besiedlung bereits als solche vor. Eine Entscheidung ist auf induktivem Wege unmöglich.

Ob eine entsprechende Hypothese für extrem xeromorphe Halophyten berechtigt ist, kann erst entschieden werden, wenn die Beobachtungen über die heutige Einwirkung der edaphischen Faktoren von Salzmooren auf andere Substrate und andere Küsten ausgedehnt werden.

Bonn a. Rh., Botanisches Institut d. Universität, Okt. 1921.

---


### Angeführte Literatur.

1901. Benecke, Über die Dielsche Lehre von der Entchlorung der Halophyten. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1901. **36**.  
1896. Buchenau, Flora der ostfriesischen Inseln. 3. Aufl. Leipzig. 1896.  
1904. Burgerstein, Die Transpiration der Pflanzen. Jena. 1904.  
1920. —, Die Transpiration der Pflanzen. Ergänzungsband. Jena. 1920.  
1905. Cavara, Risultati di una serie di ricerche crioscopiche sui vegetali. *Contrib. Biol. veget.* 1905. **4**. Ref. im *Bot. Centralbl.* 1907. **104**.

1910. Chermezon, Recherches anatomiques sur les plantes littorales. Ann. des sc. nat. Bot. 9. Sér. 1910. **12**.
1920. Czapek, Biochemie der Pflanzen. 2. Aufl. 1920. **II**.
1911. Dachnowski, The problem of xeromorphy in the vegetation of Carboniferous Period. Amer. Journ. Sci. 4. 1911. **32**, 187. Nach dem Ref. von Berry im Bot. Centralbl. 1919. **33** und von Gothan und Hörig in Justs Jahresber. 1911. **39**.
1898. Deecke, Die Solquellen Pommerns, ein Beitrag zur Heimatskunde. Mitt. naturw. Ver. f. Neuvorpommern u. Rügen. Greifswald. 1898. Jahrg. **30**.
1907. —, Geologie von Pommern. Berlin. 1907.
1911. Delf, Transpiration and behaviour of stomata in Halophytes. Ann. of Bot. 1911. **25**.
1912. —, Transpiration in succulent plants. Ebenda. 1912. **26**.
1898. Diels, Stoffwechsel und Struktur der Halophyten. Jahrb. f. wiss. Bot. 1898. **32**.
1889. Eberdt, Die Transpiration der Pflanzen und ihre Abhängigkeit von äußeren Bedingungen. Marburg. 1889.
1913. Faber, v., Über Transpiration und osmotischen Druck bei den Mangroven. Ber. d. d. bot. Ges. 1913. **11**.
- 1911a. Fitting, Die Wasserversorgung und die osmotischen Druckverhältnisse der Wüstenpflanzen. Zeitschr. f. Bot. 1911. **3**.
- 1911b. —, Referat über Delf 1911. Ebenda.
1920. Geßner, Die osmotischen Druckverhältnisse der Dünen- und Strandpflanzen der Nordsee bei verschiedener Substratkonzentration. Freiburger Dissertation.
1914. Gothan, Kohlen. Handwörterb. d. Naturw. 1914. **5**.
1915. Halle, Some xerophytic leafstructures in mesozoic plants. Geol. Fören. Förhandl. T. 12, 13. 1915. Nach d. Ref. v. Gothan in Zeitschr. f. Bot. 1919. **11**.
1888. Hansen, Ein Beitrag zur Kenntnis des Transpirationsstromes. Arb. d. Bot. Inst. Würzburg. 2. Heft. 1885. **3**. Leipzig. 1888.
1908. Hill, Observations on the osmotic properties of the root-hairs of certain salt-marsh plants. New Phytologist. 1908. Zit. nach Delf 1912.
1910. Höhne, Salzquellen und Salzmoore in der Asse und am Hesseberge. Zeitschr. d. D. Geol. Ges. Monatsberichte. 1910. **62**.
1902. Holtermann, Anatomisch-physiologische Untersuchungen aus den Tropen. Sitzsber. k. Leop. Carol. Ak. d. Naturforsch. 1889. **54**. Nr. 2.
1907. —, Der Einfluß des Klimas auf den Bau der Pflanzengewebe. Leipzig. 1907.
1913. Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Jena. 1913.
1914. Kamerling, Welche Pflanzen sollen wir »Xerophyten« nennen? Flora. 1914. **106**.
1917. Knigh, The interrelations of stomatal aperture, leaf water-content, and transpiration. Ann. of Bot. 1917. **31**.
1886. Kohl, Die Transpiration der Pflanzen und ihre Einwirkung auf die Ausbildung pflanzlicher Gewebe. Braunschweig. 1886.

1912. Kubart, Einiges aus der Biologie der Carbonpflanzen. Paläobot. Zeitschr. Heft 1. 1912.
1890. Lésage, Recherches expérimentales sur les modifications des feuilles chez les plantes maritimes. Rev. gén. de Bot. 1890. 2.
1917. Livingston, Incipient drying and temporary and permanent wilting of plants as related to external and internal conditions. Johns Hopkins Univ. Circ. 293 1917. Nach Burgerstein 1920, S. 32.
1918. Montfort, Die Xeromorphie der Hochmoorpflanzen als Voraussetzung der »physiologischen Trockenheit« der Hochmoore. Zeitschr. f. Bot. 1918. 10.
1919. —, Tatsachen und Probleme der Moorökologie. Sitzungsber. Niederrh. Ges. f. Natur- u. Heilk. Naturw. Abt. Sitzg. v. 2. Juni. Bonn. 1919.
1920. —, Physiologische Grundlegung einer Guttationsmethode zur relativen Prüfung der Wasseraufnahme. Jahrb. f. wiss. Bot. 1920, 59.
1921. —, Die aktive Wurzelsaugung aus Hochmoorwasser im Laboratorium und am Standort und die Frage seiner Giftwirkung. Eine induktive ökolog. Untersuchung. Ebenda 1921, 60.
1913. Neger, Biologie der Pflanzen auf experimenteller Grundlage. Stuttgart. 1913.
1901. Ochsenius, Salzwasser im Carbon. Zeitschr. f. prakt. Geologie. 1901.
1911. Potonié, Die rezenten Kaustobiolithe und ihre Lagerstätten. Bd. II: Die Humusbildungen. Abh. d. k. Pr. Geol. Landesanst. N. F. Heft 55, II.
1912. —, Dasselbe. Bd. III: Die Humusbildungen (2. Teil) und die Liptobiolithe. Ebenda. Heft 55, III.
1910. Reed, The effect of certain chemical agents upon the transpiration and growth of wheat seedlings. Bot. Gazette. 1910, 49.
1911. Renner, Experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Wasserbewegung. Flora. 1911, 103.
1912. —, Versuche zur Mechanik der Wasserversorgung. 2. Über Wurzeltätigkeit. Ber. d. Bot. Ges. 1912. 30.
- 1915a. —, Wasserversorgung der Pflanzen. Handwörterb. d. Naturw. X, 1915.
- 1915b. —, Xerophyten. Handwörterbuch. d. Naturw. X, 1915.
1903. Ricôme, Influence du chlorure de sodium sur la transpiration et l'absorption de l'eau chez les végétaux. Compt. rend. de l'Acad. d. sc. Paris 1903. 137.
1918. Romell, Zur Frage einer Reizbarkeit blutender Zellen durch hydrostatischen Druck. Svensk Bot. Tidskr. 1918. 12.
1897. Rosenberg, Über die Transpiration der Halophyten. Öfers. af k. Vet.-Akad. Förh. Årg. 1897. 54, Nr. 9.
1910. Roshard, Über die Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen bei Pflanzen von niedrigem Wuchs. Beih. Bot. Centralbl. 1910. 251.
1915. Ruhland, Untersuchungen über die Hautdrüsen der Plumbaginaceen. Ein Beitrag zur Biologie der Halophyten. Jahrb. f. wiss. Bot. 1915. 55.
1859. Sachs, Über den Einfluß der chemischen und physikalischen Beschaffenheit des Bodens auf die Transpiration der Pflanzen. Landw. Vers.-Stat. I. 1859.
1890. Schimper, Über Schutzmittel des Laubes gegen Transpiration, vornehmlich in der Flora Javas. Monatsber. d. Akad. d. Wiss. Berlin. 1890. 7.



1891. Schimper, Die indomalayische Strandflora. Jena 1891.  
1898. —, Pflanzegeographie auf physiologischer Grundlage. Jena 1898.  
1894. Stahl, Einige Versuche über Transpiration und Assimilation. Bot. Ztg. 1894. 52.  
1921. Thatcher, The effect of peat on the transpiration and growth of certain plants. Journ. of Ecology. 1921. 9, Nr. 1.  
1878. Vesque, L'absorption comparée directement à la transpiration. Ann. sc. nat. Bot. 6. sér. 1878. tom. 6.  
1883. —, De l'influence de la pression extérieure sur l'absorption de l'eau par les racines. Compt. rend. de l'acad. des sc. Paris. 1883. 97.  
1893. Walther, Einleitung in die Geologie als historische Wissenschaft. I. Teil: Bionomie des Meeres. Jena. 1893.  
1918. Warming-Graebner, E. Warmings Lehrbuch der Ökologischen Pflanzengeographie. 3. Aufl. Berlin. 1918.  
1902. Weber, Über die Vegetation und Entstehung des Hochmoors von Angstumal im Memeldelta. Berlin. 1902.  
1852. Willkomm, Die Strand- und Steppengebiete der Iberischen Halbinsel und deren Vegetation. Leipzig. 1852.
- 

## Besprechungen.

Bemerkungen zu einem Referat Renners über meine Arbeit: Zur Terminologie und Begriffsbildung in der Vererbungslehre.

Zeitschr. f. indukt. Abstammgs.- u. Vererb.-Lehre. 1920. 22, 236—260.

In dieser Zeitschrift. 1921. 13, 661.

Von

Ernst Lehmann.

Renner hat sich vor kurzem in dieser Zeitschrift zu einigen meiner Arbeiten geäußert. Es ist dies, nachdem seine Arbeiten von mir stets in rein sachlicher Weise besprochen worden waren, in einem Ton geschehen, über den zu urteilen ich mir sparen kann. Ich würde deshalb auch auf diese Besprechung nicht zurückkommen, wenn sie nicht Behauptungen und Auseinandersetzungen enthielte, welche sachlich die schärfste Kritik erfordern.

Renners Referat gliedert sich in zwei Teile. Der erste beschäftigt sich mit meiner in der Überschrift genannten Arbeit, der zweite mit meinen in dieser Zeitschrift gegebenen Sammelreferaten über die neueren Oenotheraarbeiten.

Im ersten Teil ist Renner zunächst bestrebt, die Überflüssigkeit der von mir versuchten Begrenzung und begrifflichen wie nomenklatorischen Klärung echt mendelistischer Vererbung darzutun. Er faßt seine Widerlegung meiner Auffassungen in folgendem Satz zusammen: »Eine ruhige Antwort auf die Vorschläge des Verfs., die Mendels Namen einerseits von den einfachsten Erscheinungen, die Mendel kennen gelehrt hat, und andererseits von etwas verwickelteren Fällen, die er noch nicht kannte, ausschließen wollen, gibt der Titel von Morgans Buch: „The Mendelian heredity“«. Den anschließenden sentimental Passus lasse ich beiseite.

Dieser Satz hat mich eingehend beschäftigt. Es ist mir aber nicht ganz klar geworden, ob — ich bediene mich hier Renners Form der

Polemik — sein »dunkler Sinn« auf mangelnden »sprachlichen Qualitäten« oder auf Mißverständnissen beruht.

Wenn der Satz bedeuten soll, was er auszudrücken bestrebt ist, daß ich nämlich Mendels Namen sowohl von den einfachsten Erscheinungen, die Mendel kennen gelehrt hat, als von etwas verwickelteren Fällen ausschließen will, dann ist er sachlich falsch. Denn wenn ich einerseits die Spaltungsregel als Mendelsche Spaltungsregel (S. 253) bezeichne, und auch bei monohybriden Kreuzungen von Mendelspaltungen spreche — was allerdings von Renner vollkommen mit Unrecht als Verletzung eines meiner »7 Gebote« bezeichnet wird — wenn ich andererseits für die Geschehnisse des gemeinsamen Geltungsbereichs der Spaltungs- und Unabhängigkeitsregel das Wort mendeln verwende, so schließe ich Mendels Namen von den einfachsten Erscheinungen, die Mendel kennen gelehrt hat, nicht aus.

Renners Satz soll aber wohl gar nicht bedeuten, was er wirklich sagt; Renner will mit ihm jedenfalls zweierlei ausdrücken; einmal, daß ich das Wort mendeln zur Bezeichnung der allereinfachsten Gesetzmäßigkeit, die Mendel kennen gelehrt hat, der zygotischen Spaltung der Allelomorphen allein, nicht verwende, zum andern, daß ich es nicht auf die komplizierteren Vererbungsvorgänge übertrage. Nur mit dem zweiten Punkte hat natürlich die Bezugnahme auf Morgans Buch etwas zu tun.

Daß man Faktoren, von denen man gar nicht weiß, ob sie unabhängig voneinander oder gekoppelt übertragen werden — über diese Frage gibt einfach monohybride zygotische Spaltung natürlich keinen Aufschluß — nicht »mendelnd« nennen kann, möchte ich hier nicht wieder auseinandersetzen. Auch die von Renner aufgeworfenen Spezialfragen erscheinen mir wirklich keiner erneuten Beantwortung zu bedürfen.

Zum zweiten Teile des Satzes aber ist ungefähr das Folgende zu bemerken:

Der von Renner genannte Titel bezieht sich auf das 1915 von Morgan gemeinsam mit Sturtevant, Muller und Bridges herausgegebene Buch. Vielleicht kennt Renner aber auch den Titel des 1919 erschienenen Buches von Morgan: »The physical basis of heredity.« Dieser Titel weiß nichts von Mendelian heredity. Wenn Renner aber in dieses Buch hineinschaut, so findet er auf S. 2 der Übersetzung von Nachtsheim den folgenden Passus: »Spaltung und freie Kombination sind die beiden Grundprinzipien der Vererbung, die Mendel entdeckte. Seit 1900 sind vier weitere Prinzipien<sup>1</sup>

<sup>1</sup>) Von mir gesperrt.



hinzugekommen. Diese werden bezeichnet als das der Koppelung, das des Faktorenaustausches, das der linearen Anordnung der Gene und das Prinzip der begrenzten Zahl der Koppelungsgruppen.«

Hier werden also von Morgan vier neue Prinzipien neben die Mendelschen Vererbungsgesetze gestellt. Auch Nachtsheim erkennt im Vorwort die Notwendigkeit der Trennung dieser Gesetze. Es heißt: »Solange die Allgemeingültigkeit der Morganschen Feststellungen nicht an anderen Objekten ausreichend geprüft ist, wollen wir davon absehen, den Mendelschen die Morganschen Vererbungsgesetze anzugliedern, aber es kann immerhin heute schon als ziemlich sicher bezeichnet werden, daß einige der von Morgan formulierten Grundprinzipien neben die Mendelschen Gesetze zu stellen sind.«

Nachtsheim will dann allerdings in Übereinstimmung mit Goldschmidt das Geschehen nach diesen Gesetzen als höheren Mendelismus abtrennen. Ob die Allgemeinheit sich hierzu entschließt und diese einander z. T. widersprechenden Gesetze nur durch »höher« abgrenzen wird — sie würde dann auch von höherem Mendeln sprechen müssen —, ist mir sehr zweifelhaft. Mir erscheint es jedenfalls zweckmäßiger, in diesen Fällen, wo scharfe begriffliche Trennung das erste Erfordernis des Verstehens ist, auch scharfe, gesonderte Termini zu verwenden.

Ich stehe nun auch hier schon nicht mehr allein. So stimmte mir Baur (brieflich) wegen der bisher in der Literatur so unklaren Verwendung des Wortes mendeln zu: Josts neue Bearbeitung des Mendelismus in der neusten Auflage des Bonner Lehrbuches (1921) stimmt im Gegensatz zu der vorhergehenden durchaus mit meiner Auffassung überein und in allerletzter Zeit sind zwei Abhandlungen von Prell erschienen (Die Grundtypen der gesetzmäßigen Vererbung; Naturw. Wochenschrift, N. F., 1921, **20**, 289—297 und Die Grenzen der Mendelschen Vererbung; Zeitschr. f. indukt. Abstammgs.- u. Vererb.-Lehre, 1921, **27**, 65), welche insofern durchaus von meiner Anschauung ausgehen, als nach Prell »Mendeln heißt, den Mendelschen Regeln folgen« und Mendelsche Vererbung auf die Gesetzmäßigkeiten zu beschränken ist, welche von Mendel wirklich kennen gelehrt wurden.

Auf die von der bisherigen abweichende Fassung der Mendelschen Gesetze durch Prell hier näher einzugehen, würde den Rahmen dieser Bemerkungen überschreiten; es sei nur bemerkt, daß Prell mit Recht die bisher von Lang, Correns, Haecker u. a., wie auch von mir den Mendelschen Regeln zugezählte Uniformitätsregel als ganz andersartiges Gesetz von Mendels Regeln abtrennt und daß seine Fassung der Unabhängigkeitsregel von der bisher geläufigen, welche auf Grundunterschiede zurückgeht und nur die Unabhängigkeit der Merkmals-

paarlinge, nicht der einzelnen Merkmale betrifft, abweicht. Seine neue Regel der Äquiproportionalität ist ein Bestandteil der bisherigen Unabhängigkeitsregel.

Im Prinzip scheinen aber Prell und ich, bez. der hier erörterten Fragen, auf der gleichen Grundlage zu stehen, wie sich auch aus persönlicher Unterredung ergeben hat.

Renner will dann weiter die Bezeichnung Mendelsche Vererbung für alles das, was mit Meiose zusammenhängende Kernvererbung ist, anwenden, aber diese Anwendung wieder beschränken durch den Ausschluß der Anomalien in der Chromosomenverteilung. Worauf gründet sich diese Beschränkung und warum zieht Renner dann überhaupt einen Strich? Die Meiose wird noch so viel uns Unbekanntes und Überraschendes verbergen und höchstwahrscheinlich werden dann noch so vielerlei Striche zu ziehen sein, daß es wohl gut ist, ein Prinzip der Abgrenzung zu haben. Soweit die Mendelschen statistischen Gesetzmäßigkeiten mit den meiotischen Vorgängen übereinstimmen, kann wohl ein Name verwendet werden, der beides deckt, wo sich Differenzen zeigen, muß zu besonderer Bezeichnung gegriffen werden.

---

Renner zieht mich sodann einiger sachlicher Irrtümer. Zunächst wirft er mir ohne weiteres die Angabe von 3 Chromosomen bei *Canna* vor. Aber weiß Renner nicht, daß Honing ursprünglich für *Canna* 3 Chromosomen angegeben hatte, daß diese Angabe in die Vererbungs-literatur übergegangen ist und konnte er sich nicht vielleicht erklären, daß mir die im Kriege erschienene Arbeit, die die Chromosomenzahl wieder auf die ursprünglich von Körnicke angegebene Zahl 8 — die übrigens nach mündlicher Mitteilung von Herrn Kollegen Tischler neuerdings in 9 zu ändern ist — zurückführte, 1919 bei Abfassung meiner Arbeit entgangen war?

War nicht auch Renner 1917 entgangen, »daß Heribert-Nilsson selber zur Klärung kleinerer Abweichungen (1,2 statt 1) die Möglichkeit verschiedener Pollenwachstumsgeschwindigkeit herangezogen hat«? (vgl. Renner in *Ber. d. d. bot. Ges.* 1921, 39, S. 266.)

Wenn mir aber Renner weiter den Vorwurf ungenauer Zitate macht, was soll ich dann im folgenden Falle sagen? Renner schreibt: »Von Sätzen, die sachliche Irrtümer enthalten, seien ein paar (!) herausgegriffen (!): Daß beim crossing over die Gesetze der Wahrscheinlichkeit nicht gelten«<sup>1</sup>. Und was steht bei mir? »Hierbei« (d. h. dem Austausch der Merkmale bzw. Faktoren der einzelnen Gruppen beim

<sup>1</sup>) Von mir gesperrt.

crossing over) »entscheiden<sup>1</sup>, wie Morgan und seine Schüler gezeigt haben, aber nicht die vom Mendeln her gewohnten Gesetze der Wahrscheinlichkeit, hier handelt es sich in keiner Weise um unabhängige Kombination der Merkmale und demnach ebensowenig um unabhängige Kombination der Kernerbpartikel, sondern hier sind die Merkmale im Gegenteil im höchsten Maße voneinander abhängig«.

Der Austausch der Faktoren in allemorphen Chromosomen aber wird, wenigstens auf dem Boden der heutigen Vorstellungen, beim crossing over zum mindesten entschieden:

1. von der Labilität bzw. den allgemeinen Bedingungen, welche überhaupt zum crossing over führen,
2. von der Lage der einzelnen Faktoren im Chromosom,
3. von dem einfachen oder mehrfachen Durchbrechen desselben (vgl. dazu Interferenz und Koinzidenz),
4. davon, ob das Chromosom auf seiner ganzen Länge, wie es bei *Drosophila* zu sein scheint, gleich leicht bricht.

Nur die relative Häufigkeit des Auftretens der einzelnen Cross-over wird, all das andere vorausgesetzt, z. T. vom Zufall bestimmt (vgl. dazu die Austauschgene).

Beim Mendeln aber entscheiden über den Austausch der allelomorphen Faktoren, d. i. zugleich über die Verteilung der Chromosomenpaarlinge nur die Gesetze der Wahrscheinlichkeit.

Man wolle aber noch Morgans eigene Worte (Übersetzung von Nachtsheim, S. 66) vergleichen; er sagt: »Dieser Austausch wird als Crossing-over bezeichnet, und es läßt sich zeigen, daß es sich dabei nicht um einen zufälligen Vorgang handelt, sondern er führt zu numerischen Ergebnissen von außerordentlicher Konstanz<sup>1</sup>.«

Doch nun zum zweiten Teil von Renners Referat. Hier kann ich mich kurz fassen, da ich die dort erörterten Probleme in meinem in Bälde erscheinenden Buche »Über die Theorien der Oenotheraforschung« auf breiter Basis behandelt habe. Die Grundfrage, die mit der eben behandelten Arbeit zusammenhängt, muß aber auf alle Fälle besprochen werden.

Im allgemeinen läßt sich dieser Abschnitt vielleicht überschreiben: Renners strategischer Rückzug von seiner Komplextheorie. Ich bitte den Leser sorgfältig die folgenden beiden Sätze vergleichen zu wollen. »Z. B. erklärt L. wieder und wieder, ich sei im Begriff,

<sup>1</sup>) Von mir gesperrt.



meine Komplextheorie aufzugeben. In Wirklichkeit bin ich der Meinung, daß die Zusammensetzung der *O. Lamarckiana*, *biennis* usw. aus zwei weit verschiedenen<sup>1</sup> Erbanlagenkomplexen längst nicht mehr hypothetisch ist« und »während ich diese Stabilität« (der Komplexe in den Biotypen) »früher auf Koppelung sogar der Chromosomen, nicht bloß der Gene innerhalb der Chromosomen, zurückführte, halte ich es, seit ich die Beschaffenheit des Pollens der fraglichen Formen aus eigener Anschauung kenne, für möglich, keineswegs für sicher, daß nur Faktorenkoppelung vorliegt<sup>1</sup>«.

Nach dem ersten Satz, der alten Komplextheorie, ist *Lamarckiana* aus zwei Erbanlagenkomplexen, *gaudens* und *velans*, zusammengesetzt. Diese Komplexe müssen alle Chromosomen umschließen, denn Renner bezeichnet in seinen Arbeiten nicht nur die Komplexe, sondern auch die Gameten mit diesen Namen; nach dem zweiten Satz, der neuen Komplextheorie, sind die Komplexe, — wenigstens möglicherweise!!, — durch die in einzelnen Chromosomen zusammengehaltenen Faktoren gebildet. Dann kann aber *Lamarckiana* nicht nur aus zwei Komplexen aufgebaut sein, sondern aus zwei die fraglichen Komplexe umschließenden Chromosomen und dazu noch den übrigen Chromosomen, die mit den Komplexen gar nichts zu tun haben. Was aber ist nun *velans*, ist es die Gamete, der Gesamtkomplex oder der Komplex in den einzelnen Chromosomen? Und worin unterscheidet sich die neue Komplextheorie von dem, was wir bisher Koppelung genannt haben, bzw. was berechtigt zur Beibehaltung des besonderen Namens Komplextheorie? Bei Klärung dieser Frage wird Renner auf den Grundirrtum stoßen, dem er bei Aufstellung seiner Komplextheorie verfallen ist, der nicht, wie er glauben machen will, nach meiner Darlegung in der falschen Verwendung des Wortes *mendeln*, sondern in der unklaren Fassung des Mendelismus besteht. Übrigens haben La Rue und Bartlett 1917 ganz ähnliche Auffassungen wie Renner, auch unter Berücksichtigung der Möglichkeit einer Bindung einzelner Chromosomen, aber auf echt mendelistischer Grundlage erörtert; bei Abfassung meiner Sammelreferate war mir diese Arbeit leider noch nicht zugänglich; ich komme a. a. O. auf sie zu sprechen.

Und nun der letzte Punkt. Für mich besteht das Problem, wie der Austausch der Faktoren oder nach Renner das Abreißen derselben zustande kommt. Das wundert Renner.

Zunächst aber bestand doch ohne Zweifel auf dem Boden von Renners alter Komplextheorie die Frage: Worauf beruht es, daß die

<sup>1</sup>) Von mir gesperrt.

Chromosomen in den Komplexen einmal in geschlossenen Formationen exerzieren, während sie gelegentlich abreißen, überspringen oder wie Renner es sonst nennt. Jedes unabhängige Spalten mußte im Rahmen von Renners alter Komplextheorie zum Problem werden; denn es durchbrach die doch sicher auf irgendwelcher Gesetzmäßigkeit beruhende, supponierte komplexe Bindung der Chromosomen. Da nützt auch alle Darstellung des Faktorenaustausches zwischen den unterschiedenen Komplexen, »sogar in Formeln«, nichts. Auch das Zustandekommen des Cross over ist ein Problem, über dessen Mechanik wir nicht unterrichtet sind. Es tut also nichts zur Sache, ob der Faktorenaustausch auf dem Boden der alten Komplextheorie oder aber durch Cross over zustande kommt; immer bleibt der Austausch ein Problem. Wie wenig aber auch anderen Forschern Renners Versuche nach dieser Richtung Klärung erbracht zu haben scheinen, charakterisiert ein Ausspruch von Heribert-Nilsson: »Will man für alle Arten« (des Faktorenaustausches) »den Terminus Koppelung gegen »Abreißen« austauschen, so steht es natürlich jedem frei. Ob dieser Austausch zu einer Klärung der Frage beitragen könnte, darüber kann wohl nur eine Meinung herrschen«.

Wenn ich nun aber heute nachdrücklich das Zutreffen der Komplextheorie Renners auf den Vererbungsgang der Oenotheren bestreite, so wäre es töricht, zu leugnen, daß diese Theorie Renner bei der Klärung des Oenotheraproblems gute Dienste geleistet hat. Gerade deshalb aber ist es mir unverständlich, warum Renner, als Lotsy durch seine Kernchimärentheorie die Komplextheorie in ihren Grundlagen erschütterte, in Entrüstung ausbrach, warum er diese dann auf Heribert-Nilsson, der zu demselben Ergebnisse kam, übertrug und nun auch mich, bei ähnlicher Gelegenheit, mit der Fülle seines »Tadels«, übergießt. Die Verdienste der Komplextheorie blieben m. M. n. in besserem Gedächtnis, wenn Renner heute offen sagte: Für das Zutreffen meiner Komplextheorie hat sich bei Oenothera kein Anhalt finden lassen; ich gebe sie auf und stelle mich statt dessen auf den Boden von Morgans Gesetzen der Koppelung und des Crossing over.

**Osterhout, W. J. V., and Haas, A. R. C.,** On the dynamics of photosynthesis.

Journ. of gen. Phys. 1918. 1, 1—16.

Bietet man assimilierenden Wasserpflanzen den Kohlenstoff in Form gelöster Bikarbonate, so wird unter dauernder Abspaltung von  $\text{CO}_2$  und Verbrauch desselben durch die Pflanze die Außenlösung immer

stärker alkalisch. Die Verff. gründeten hierauf eine Methode, um den Fortgang der Assimilation quantitativ zu studieren, und fügten zu diesem Zweck zu Seewasser, welches in genügender Menge Bikarbonate enthält, und in welchem sie Stücke von *Ulva rigida* assimilieren ließen, entweder nach einer bestimmten Exposition ein wenig Phenolphthalein oder, da es sich zeigte, daß diese geringe Menge Phenolphthalein die Photosynthese nicht beeinflusste, später meist dem Seewasser den Indikator von Anfang an zu und verglichen nun die Zeit, welche unter verschiedenen Bedingungen nötig war, um eine bestimmte Färbung zu erzielen. Das Seewasser wurde dann erneut, und so Kurven für längere Zeitabschnitte (2—3 Stunden) gewonnen. Es zeigte sich, daß die Geschwindigkeit des Vorganges zunächst allmählich wuchs, um schließlich einen konstant bleibenden Höchstbetrag zu erreichen. Es wurde das Sonnenlicht wolkenloser Tage zwischen 9 Uhr vormittags und 4 Uhr nachmittags verwendet. Zu verschiedenen Stunden nebeneinander begonnene Versuche zeigten, daß in dieser Zeit Intensitätsveränderungen der Beleuchtung zu vernachlässigen waren. Auf streng gleichmäßige Vorbehandlung des Materials und gleichmäßige Temperatur (Wasserbad) wurde besonderer Bedacht genommen. Die Verff. schließen nun, daß, da die Konzentration der reagierenden Stoffe, Wasser und Kohlendioxyd (das Seewasser wird ja in kurzen Zwischenzeiten erneuert), konstant bleibt, während der Reaktion ein Katalysator entstehen muß. Handelt es sich um eine Autokatalyse, so müßte die Beschleunigung beständig wachsen. Wäre etwa der Bildung des Katalysators durch seine Löslichkeit eine obere Grenze gesetzt, so müßte doch, bis die hierdurch bedingte konstante Reaktionsgeschwindigkeit erreicht ist, ein immer beschleunigteres Anwachsen derselben stattfinden, statt dessen sinkt aber die Beschleunigung allmählich. Für letzteres kann die Anhäufung von Reaktionsprodukten nach Art einer reversiblen Reaktion nicht verantwortlich gemacht werden, da dann der Betrag nicht einen konstanten Wert erreichen könnte, sondern allmählich auf Null sinken müßte. Die Annahme, daß der Katalysator durch eine monomolekulare Reaktion entsteht und daß der Kohlensäureverbrauch direkt proportional dem Betrage des Katalysators verläuft, führt die Verff. zu einer Formel, welche Zahlenwerte für jenen ergab, die gut mit den experimentell gefundenen übereinstimmten. Eine andere Hypothese, nach welcher Chlorophyll durch Belichtung in einen »aktiven« Zustand übergehen, und aus diesem aktiven Chlorophyll eine mit  $\text{CO}_2$  reagierende Substanz hervorgehe, führt die Verff. ebenfalls zu der oben erwähnten Gleichung, worauf hier ausführlicher nicht eingegangen werden kann. Man wird hierbei lebhaft an die bekannten neueren Untersuchungen von Warburg



und Noack erinnert. Warburg hatte bekanntlich aus der Tatsache, daß nur bei mäßigen  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen bzw. Lichtintensitäten ein diesen proportionales Ansteigen der Assimilationsgeschwindigkeit erfolgt, sowie ferner, daß die Erhöhung bei weiterem Steigen der  $\text{CO}_2$ -Konzentration bzw. der Lichtintensität stetig kleiner und schließlich davon unabhängig wird, bekanntlich auf das ohne Beteiligung der  $\text{CO}_2$  durch Lichtwirkung vor sich gehende Entstehen einer Modifikation des Chlorophyllmoleküls geschlossen, die er als photochemisches Primärprodukt bezeichnet, und welches nach Noack eine peroxydische Umwandlung des fluoreszierenden Chlorophylls darstellen würde. Ruhland.

**Wright, R. C.**, An apparatus for determining small amounts of carbon dioxide.

Amer. Journ. of Bot. 1920. 7, 368—370.

**Osterhout, W. J. V.**, A demonstration of photosynthesis.

Ebenda. 1918. 5, 105—111.

Das Prinzip des Wrightschen Apparates beruht auf der Absorption der  $\text{CO}_2$  durch  $\text{NaOH}$  in einem abgeschlossenen Luftvolumen. In einem an die gläserne Absorptionskugel angeschmolzenen, engen, graduierten Glasrohr steigt entsprechend der Volumverkleinerung eine nach dem Prinzip der Hempelschen Absorptionsbürette vom Atmosphärendruck unabhängig gemachte Wassersäule in die Höhe und ermöglicht eine einfache Ablesung des  $\text{CO}_2$ -Gehaltes. Bezüglich einer genauen Beschreibung des kleinen, einfachen und handlichen Apparates muß auf das Original verwiesen werden, zumal der Pflanzenphysiologe sich seiner wohl nur relativ selten wird bedienen können, denn Mengen, die unter 0,05%  $\text{CO}_2$  liegen, sind damit nicht mehr meßbar, und bei höheren Werten sind die ablesbaren Werte aus verschiedenen Gründen nicht sehr genau. Nur dort, wo es darauf ankommt, sich in sehr kohlen-säurereicher Atmosphäre, besonders außerhalb des Laboratoriums, wo komplizierte Apparaturen schwer aufstellbar sind, rasch einen Einblick in den  $\text{CO}_2$ -Gehalt zu verschaffen, mag der Apparat gute Dienste leisten.

Genauere Resultate liefert der von Osterhout beschriebene Apparat, bei dem ebenfalls  $\text{CO}_2$  und außerdem  $\text{O}_2$ -Gehalt der Luft durch Feststellung der Verkleinerung eines abgeschlossenen Volumens nach Absorption der Gase gemessen werden. Auch diese Apparatur kann nur in großen Zügen geschildert werden. Als Versuchsgefäß dient eine große, möglichst weithalsige Flasche, deren Boden mit Wasser bedeckt ist, in das die Schnittfläche des ganz in die Flasche eingeschlossenen, zur Assimilation oder Atmung verwendeten Sproßstückes taucht. Verschllossen ist die Flasche mit einem Gummistopfen, der eine größere

Zahl von Durchbohrungen hat, die mit langen, oben durch Stöpsel geschlossenen Glasröhren in Verbindung stehen. Durch Inversstellung des Apparates kann man die Röhren mit dem Wasser durchspülen und durch Zurückbringen in die normale Lage mit Gas aus dem Versuchsraum und etwas Wasser füllen. Eine einfache Vorrichtung ermöglicht es, die Röhren zu entfernen, ohne daß Luft in sie oder das Versuchsgefäß eintritt. Da beliebig viele Röhren angebracht werden können, kann man auch beliebige Anzahlen von Gasproben nacheinander entnehmen. Zur Gasanalyse wird das abgenommene Rohr auf ein T-Stück aufgesetzt, an dem unten, durch eine Quetsche getrennt, ein mit Pyrogallollösung völlig gefülltes Gefäßchen hängt. Das T-Stück wird nun durch einen Schlauch mit KOH gefüllt, und nachdem das Volumen des Gases im Rohr an einer Skala abgelesen ist, läßt man unter geeigneten Vorsichtsmaßregeln erst KOH, später auch Pyrogallol in das Rohr eintreten und liest die Volumverkleinerungen ab. — Der leicht in großer Anzahl herstellbare Apparat wurde für Demonstrations- und Praktikumszwecke konstruiert und gibt nach Verf. für gewöhnliche Zwecke hinreichend genaue Resultate. Für sehr feine Gaswechseluntersuchungen dürfte er allerdings wohl kaum exakt genug arbeiten.

Bei dieser Gelegenheit möchte Ref. auf eine bereits vor einiger Zeit in der chemischen Literatur publizierte, den Botanikern aber wohl noch unbekannt gebliebene sehr empfindliche Methode von Weinland zum Nachweis von Sauerstoff in Spuren hinweisen<sup>1</sup>. Eine Mischung von Mohrschem Salz und Brenzkatechin wird in mit  $\text{H}_2\text{SO}_4$  schwach angesäuertem Wasser gelöst und mit 15proz. Kali- oder Natronlauge versetzt. Alle verwendeten Lösungen und das Versuchsgefäß müssen absolut sauerstofffrei sein, da sich die alkalische Lösung bei Sauerstoffgegenwart unter Bildung des Alkalisalzes einer Tribrenzkatechinferrisäure sofort rot färbt. Dieser Farbumschlag wird zum Nachweis geringster Sauerstoffspuren benutzt. Könnte man das Wasser und die Lauge vollständig von Sauerstoff befreien (Verff. bilden einen einfachen Apparat ab, in dem das unter längerem Durchleiten eines durch alkalische Natriumhydrosulfidlösung hindurchgeleiteten Wasserstoffstromes annähernd gelingt), und wäre auch das Mohrsche Salz völlig oxydfrei, so müßte die Lösung farblos sein, da das aber kaum gelingt, so entsteht in ihr von vornherein eine schwache blaßrosa Färbung. Aber auch in dieser ruft Einleiten eines Gases oder einer Flüssigkeit, die nur sehr wenig Sauerstoff enthalten, sofort eine dunklere Färbung hervor. Für die Empfindlichkeit der Methode spricht, daß Verff. in Wasserstoff, der in

<sup>1</sup>) Binder, K., und Weinland, R. F., Über eine neue scharfe Reaktion auf elementaren Sauerstoff. Ber. d. d. chem. Ges. 1913. 46, 255—260.

der üblichen Weise im Kippischen Apparat hergestellt war, selbst nach zweistündiger Entwicklung noch mit Sicherheit Sauerstoff nachweisen konnten. Die Arbeit enthält auch methodische Angaben für die quantitative Bestimmung von Sauerstoff in Gasgemischen mittels der genannten Reaktion. — Ref. hat die Methode zum Nachweis feinsten Spuren von Sauerstoff bei der Assimilation zu benutzen versucht und sich dabei von ihrer außerordentlichen Empfindlichkeit überzeugt, die so groß ist, daß sie die Versuche einstweilen noch scheitern ließ. Durch geeignete Verdünnung der Lösungen oder Ausarbeitung einer kolorimetrischen Methode dürfte sie aber in der Pflanzenphysiologie noch gute Dienste leisten können; auch zur Herstellung sauerstoffreicher Atmosphäre für Anaërobenzüchtung wäre sie vielleicht gut verwendbar. R. Harder.

**Mast, S. O.,** The relation between Spectral Color and Stimulation in the lower Organisms.

Journ. of Experimental Zoölogy. 1917. 22, 471—528.

—, Effects of Chemicals on reversion in orientation to light in the colonial form, *Spondylomorom quaternarium*.

Ebenda. 1918. 26, 503—520.

—, Reversion in the sense of orientation to light in the colonial forms, *Volvox globator* and *Pandorina morum*.

Ebenda. 1919. 27, 367—390.

In der ersten Arbeit prüft Verf. die Wirkung verschiedener Spektralbezirke auf eine Anzahl niederer Organismen. Er entwirft mit Hilfe eines Prismas auf eine im Querschnitt quadratische Cuvette ein Spektrum; blendet aber das letztere durch Schirme derart ab, daß immer nur kleine Bezirke von annähernd gleicher Wellenlänge die Cuvette treffen und erleuchten. So kann er die untersuchten Protisten nacheinander in reines rot, grün, blau usw. bringen. Senkrecht zu den aus dem Spektral-Apparat hervorgehenden Strahlen fällt ein Bündel weißen Lichtes auf die gleiche Cuvette, und es gelingt nun mit Hilfe rotierender Scheiben, die Intensitäten so zu regulieren, daß die des farbigen Strahlenbündels und die des weißen Lichtes gleich sind. Werden die untersuchten Organismen durch die angewandten Farben gereizt und ist diese Reizung dieselbe, wie durch das entsprechend starke, weiße Licht, so stellen sich die Protisten in die Diagonale ein, bzw. bewegen sich in derselben.

Auf diese Weise werden verschiedene einzellige und koloniebildende Volvocinen, sodann Euglena und auch Larven der Schmeißfliege geprüft. Es ergibt sich, daß die untersuchten Formen das Maximum der Reizung bei verschiedener Wellenlänge zeigen. Z. B. liegt das Maximum für *Pandorina* etwa bei einer Wellenlänge von  $540\mu\mu$ , *Euglena* etwa  $480\mu\mu$ ,



*Avena sativa* 465  $\mu\mu$  usw. Auffallend ist, daß die Larven der Schmeißfliege auf eine Wellenlänge von 505  $\mu\mu$  reagieren, also auf eine Farbe, welche sonst von den Protisten aufgesucht wird. Die Befunde des Verfassers stimmen mit denen Engelmanns und des Referenten gut überein, nur hat der Verfasser bei *Euglena* nicht das 2. Maximum in violett gefunden, welches ich nachweisen konnte. Das dürfte seinen Grund in der angewandten Methode haben.

Dieselbe Art antwortet immer auf die gleiche Wellenlänge, gleichgültig, ob sie dem Licht gegenüber sich positiv oder negativ verhält.

Heß hatte bekanntlich geglaubt, einen Unterschied zwischen der Lichtreaktion der Tiere und der Pflanzen machen zu müssen, weil verschiedene Wellenlängen die Bewegung auslösen. Wenn man aber bei dem Verfasser liest, daß die farblosen Larven der Schmeißfliege durch Strahlen von 505  $\mu\mu$  gereizt werden, während grüne Organismen teils durch etwas längere, teils durch etwas kürzere Wellen in Bewegung gesetzt werden, wird man dieser ohnehin schon zweifelhaften Auffassung noch größere Bedenken entgegenbringen.

Die zweite Arbeit von Mast berichtet über Versuche an *Spondylomororum*. Die Alge wurde in kleinen Gefäßen in Wasser gehalten und erwies sich in allen Versuchen zunächst als negativ oder phototaktisch. Setzte man ganz minimale Spuren von Schwefelsäure hinzu, so wurden die Kugelalgen nach 2 Minuten schwach positiv; nach 5 Minuten indes waren sie wieder ausgeprägt negativ. Derselbe Vorgang wiederholte sich jedesmal, wenn etwas Säure neu hinzugesetzt wurde; brachte man unsern Organismus in schwachalkalische Lösung, die er übrigens gut aushielt, so blieb er negativ. Auch jetzt rief Zusatz von Säuren ganz ähnliche Erscheinungen hervor. Chloroform, Äther und andere wirkten wie die Säuren; dagegen waren Formalin, Zucker, Sauerstoff und andere wirkungslos. Steigerung der Konzentration des Kulturwassers machte positiv, Kolonien negativ. Abnahme der Konzentration dagegen wandelte negativ in positiv um. Verfasser verschiebt die Wirkungen der verschiedenen Substanzen auf den Gehalt der Lösung an Hydroxyl-Ionen.

In der dritten Arbeit behandelt Verfasser die Lichtreaktionen von *Volvox* und *Pandorina*. Er bestätigt zunächst, daß diese Organismen bei intensivem Licht negativ, bei schwachem Licht positiv reagieren, und er zeigt auch noch einmal, wie man die gleichen Individuen durch Veränderung der Lichtstärke zu einem Umschlag in der Reaktion nötigen kann. Von dieser Regel gibt es aber Abweichungen, und diese scheinen in einem Jahre besonders häufig gewesen zu sein. Gewisse Individuen, welche an einem sonnigen Tage aus einem Tümpel geholt und dann für die Versuche verwendet wurden, waren unter allen Umständen po-

sitiv und ließen sich nicht zu negativer Reaktion umstimmen. In andern Fällen waren Individuen, die eine vorgängliche ausgiebige Belichtung erfahren hatten, vorwiegend negativ. Am interessantesten aber erwiesen sich *Volvox* und *Pandorina*, nachdem sie längere Zeit, oft einige Tage im Dunklen verweilt hatten. An helles Licht gebracht, waren sie in den ersten Minuten nicht reaktionsfähig, dann aber eilten sie alle gegen die Lichtquelle hin und verblieben in deren Nähe 2—3 Stunden; dann begannen erst die kleineren, dann die größeren sogenannten Kugeln eine Rückwärtsbewegung, und 7 Stunden nach dem Beginn des Versuches erwies sich alles, was von beweglichen Organismen vorhanden war, als ausgeprägt negativ. Nach weiteren 4 Stunden war keine bestimmte Orientierung sichtbar, und um 9 Uhr war wieder alles in Bewegung gegen die Lichtquelle hin.

Es handelt sich hier offensichtlich um eine sehr augenfällige Umstimmung, und diese hängt ab von der Intensität, mit welcher das Licht auf die Organismen wirkt. Sie erfolgt rascher in intensivem Licht, langsamer bei schwächerer Beleuchtung, so daß auch hier wieder die Lichtmenge in Frage kommen dürfte. Die Resultate des Verfassers weichen von dem ab, was andere Beobachter wahrgenommen hatten. Sie müssen deswegen keineswegs falsch sein; vielmehr scheint mir aus allem hervorzugehen, daß alle diese Fragen noch einer viel gründlicheren Durchprüfung bedürfen, und zunächst wird, wie mir scheint, die Aufmerksamkeit wieder auf die Vorbehandlung gelenkt. Diese dürfte kaum in einem der Versuche, die mit *Volvocinen* angestellt wurden, in genügender Weise beachtet worden sein.

Oltmanns.

## Neue Literatur.

### Allgemeines.

- Collier, W. A., Einführung in die Variationsstatistik mit besonderer Berücksichtigung der Biologie. Berlin. 1921. VI + 73 S.  
 Tschirch, A., Handbuch der Pharmakognosie. Bd. 3. Lief. 1—4. Leipzig. 1921.  
 Warburg, O., Die Pflanzenwelt. Leipzig. Bd. 3. 1922. XII + 552 S.

### Zelle.

- Beauverie, J., La résistance plastidaire et mitochondriale et le parasitisme. (C. R. Acad. Sc. Paris. 1921. 172, 1195—1198.)  
 Chambers, R., The formation of the Aster in artificial Parthenogenesis. (Journ. gen. Physiol. 1921. 4, 33—40.)  
 Diels, L., s. unter Angiospermen.  
 Guilliermond, A., A propos de la constitution morphologique du cytoplasme. (C. R. Acad. Sc. Paris. 1921. 172, 121—124.)  
 —, Sur les éléments figurés du cytoplasme chez les végétaux: Chondriome, appareil vacuolaire et granulations lipoides. (Arch. Biol. 1921. 31, 1—82.)  
 Miehle, H., Zellenlehre und Anatomie der Pflanzen. Durchges. Neudr. Sammlung Götschen. Berlin & Leipzig. 1921. 142 S.

- Sharp, L. W., An introduction to cytology. New York. 1921. Mc Graw Hill Book Co.  
 Tischler, G., Allgemeine Pflanzenkaryologie. Handbuch der Pflanzenanatomie. Bd. 2. Berlin. 1921. Lief. 2 u. 3.

### Gewebe.

- Bouygues, H., Considérations sur l'endoderme. (C. R. Acad. Sc. Paris. 1921. 172, 332—334.)  
 Bower, F. O., A neglected factor in stelar morphology. (Proc. R. Soc. Edinburgh. 1920/21. 41, 1—25, part I.)  
 Chamberlain, Ch. J., Growth rings in a Monocotyl. (Bot. Gazette. 1921. 72, 293—304.)  
 Harris, J. A., Sinnott, E. W., Pennypacker, J. Y. and Durham, G. B., Correlations between anatomical characters in the seedlings of Phaseolus vulgaris. (Amer. Journ. of Bot. 1921. 8, 639—665.)  
 Mann, A. G., Observations on the interruption of the endodermis in a secondarily thickened Dracaena fruticosa Koch. (Proc. R. Soc. Edinburgh. 1920/21. 41, part I, 50—59.)  
 Miehle, H., s. unter Zelle.  
 Ogura, J., On the gaps in the stele of some Polypodiaceae. (Bot. Mag. Tokyo. 1921. 35, 113—125.)  
 —, Some observations on the growth in thickness of trees, especially with regard to that of Cryptomeria japonica Don. (Ebenda. 1920. 34, 91—146.)  
 Roelants, M., Über das mechanische System in den Stengeln der Gramineen. (Rec. des trav. botan. néerlandais. 1921. 18, 322—332.)  
 Sabnis, T. S., The Physiological Anatomy of Plants of the Indian Desert. (Contin.) (Journ. of Ind. Bot. 1921. 2, 1—20, 61—79, 93—115, 157—173.)

### Physiologie.

- Abderhalden, E., Untersuchungen über die alkoholische Gärung mittels Hefezellen unter verschiedenen Bedingungen. I. u. II. Mitteilung. (Fermentforschung. 1921. 5, 89—118.)  
 —, und Fodor, A., Studien über die Funktionen der Hefezelle. Zymase- und Karboxylasewirkung. (Ebenda. 138—163.)  
 Blackman, V. H., Osmotic Pressure. Root Pressure and Exudation. (New Phytologist. 1921. 20, 106—115. 3 Fig.)  
 Bode, G. und Hembd, K., Über den Mangangehalt von Kartoffeln. (Biochem. Zeitschr. 1921. 24, 84—89.)  
 Euler, H. v., und Myrbäck, K., Vitamine (Biokatalysatoren) B und CO-Enzyme II. (Zeitschr. f. physiol. Chemie. 1921. 115, 155—169.)  
 Fitting, H., s. unter Ökologie.  
 Gruzewska, Z., s. unter Algen.  
 Harris, J. A., Leaf-tissue production and water content in a mutant race of Phaseolus vulgaris. (Bot. Gazette. 1921. 72, 151—161.)  
 Howe, C. G., Pectic Material in Root Hairs. (Ebenda. 313—320.)  
 Jung, J., Über den Nachweis und die Verbreitung des Chlors im Pflanzenreiche. (Sitzgsber. Ak. Wiss. Wien. Math.-naturw. Kl. Abt. I. 1920. 129. H. 7/8 [Aug. 1921].)  
 Klein, G., Studien über das Anthochlor. (Ebenda.)  
 Kostytschew, S., Studien über Photosynthese. I. Das Verhältnis  $\text{CO}_2/\text{O}_2$  bei der Kohlensäureassimilation. (Ber. d. d. bot. Ges. 1921. 39, 319—328.)  
 —, Studien über Photosynthese. II. Wirkt Wundreiz stimulierend auf die Kohlensäureassimilation am Lichte? (Ebenda. 328—333.)  
 —, Studien über Photosynthese. III. Findet eine Kohlensäureassimilation während der Sommernächte in der subarktischen Region statt? (Ebenda. 334—338.)



- Kurz, J., Beiträge zur Frage nach dem Einfluß mechanischen Druckes auf Entstehung und Zusammensetzung des Holzes. (Centralbl. f. Bakt. II. Abt. 1921. 55, 293 ff.)
- Lagatu, H., Sur le rôle respectif des trois bases; potasse, chaux, magnésie, dans les plantes cultivées. (C. R. Acad. Sc. Paris. 1921. 172, 129—131.)
- Lieske, R., Pfropfversuche IV. Untersuchungen über die Reizleitung der Mimosen. (Ber. d. d. bot. Ges. 1921. 39, 348—350.)
- Meier, H. A., Effect of direct current on cells of root tip of Canada field pea. (Bot. Gazette. 1921. 72, 113—138. 2 Pl., 3 Fig.)
- Mez, C., und Kirstein, K., Serodiagnostische Untersuchungen über die Gruppe der Gymnospermen. (Beitr. z. Biol. d. Pflanz. 1921. 14, 145—148.)
- Molisch, H., Über den Einfluß der Transpiration auf das Verschwinden der Stärke in den Blättern. (1 Abb. i. Text.) (Ber. d. d. bot. Ges. 1921. 39, 339—344.)
- Molliard, M., Nutrition de la plante. Paris. (Encycl. scient.) 1921.
- Northrop, J. H., Comparative hydrolysis of gelatin by pepsin, trypsin, acid and alkali. (Journ. Gen. Physiol. 1921. 4, 57—72.)
- Oparin, A., Das grüne Atmungspigment und seine Bedeutung bei der Oxydation der Eiweißk. in den keimenden Samen des Helianthus-Annus. (Biochem. Zeitschr. 1921. 24, 90—96.)
- Overton, J. B., The mechanisme of root pressure and its relations to sap flow. (Amer. Journ. of Bot. 1921. 8, 369—374.)
- Pack, D. A., Chemistry of after-ripening, germination and seedling development of Juniper seeds. (Bot. Gazette. 1921. 72, 139—150.)
- Pfeiffer, Th., und Rippel, A., Über den Verlauf der Nährstoffaufnahme bei der Gersten- bzw. Bohnenpflanze. (Journ. f. Landwirtsch. 1921. 69, 137—162.)
- , Das Verhalten verschiedener Pflanzen schwerlöslichen Phosphaten gegenüber. (Ebenda. 165—183.)
- Plotho, O., von, Der Einfluß kolloidaler Metallösungen auf niedere Organismen und seine Ursachen. (Diss. Göttingen. 1920. 58 S.)
- Priestley, J. H., Suberin and Cutin. (New Phytologist. 1921. 20, 17—20.)
- Stiles, W., Permeability. (New Phytologist. 1921. 20, 45—55, 93—106, 2 Fig.)
- Tatcher, K. M., The effect of peat on the transpiration and growth of certain plants. (Journ. of Ecology. 1921. 9, 39—59, 6 Fig., Kurven, 7 Tabellen.)
- Tschirch, A., Besitzt die Pflanze Hormone? (Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich. 1921. 66, 201—211.)
- Vilmorin, J. de, Sur des croisements de pois à cosses colorées. (C. R. Acad. Sc. Paris. 1921. 172, 815—817.)
- Willstätter, R., und Kuhn, R., Über die spezifische Natur von Saccharose und Raffinase. (Zeitschr. physiol. Chemie. 1921. 115, 180—198.)
- Zollikofer, Cl., Über den Einfluß des Schwerereizes auf das Wachstum der Koleoptile von Avena sativa. (Rec. des trav. bot. néerlandais. 1921. 18, 237—321.)

## Fortpflanzung und Vererbung.

- Akerman, A., Untersuchungen über Bastarde zwischen *Epilobium hirsutum* und *Epilobium montanum*. (Hereditas. 1921. 2, 99—112.)
- Chambers, R., s. unter Zelle.
- Collier, W. A., s. unter Allgemeines.
- Correns, C., Versuche bei Pflanzen, das Geschlechtsverhältnis zu verschieben. (Hereditas. 1921. 2, 1—24.)
- Dahlgren, K. V. Ossian, Vererbungsversuche mit einer buntblättrigen *Barbarea vulgaris*. (Ebenda. 88—98.)
- Gorini, C., s. unter Bakterien.
- Haagedoorn, A. L., and Haagedoorn, A. C., The Relative Value of the Process Causing Evolution. The Hague (Martinus Nijhoff.) 1921. 294 p.
- Hammarlund, C., Über die Vererbung anormalen Ähren bei *Plantago major*. (Hereditas. 1921. 2, 113—142.)
- Harris, J. A., s. unter Physiologie.

- Korschelt, E., Lebensdauer, Altern und Tod. Jena. 1922. 2. Aufl., 307 S.  
 Malloch, Scott, W., An  $F_1$  Species Cross between *Hordeum vulgare* and *Hordeum Muranicum*. (Amer. Naturalist. 1921. 55, 281—286.)  
 Molisch, H., Aschenbild und Pflanzenverwandschaft. (Sitzgsber. Ak. Wiss. Wien. Math.-naturw. Kl. Abt. I. 1920. 129. H. 5—6.)  
 Nilsson-Ehle, H., Über mutmaßliche partielle Heterogamie bei den Speltoid-mutationen des Weizens. (Hereditas. 1921. 2, 25—76.)  
 Peter, J., s. unter Angiospermen.  
 Pottier, M., s. unter Moose.  
 Schaede, R., Embryologische Untersuchungen zur Stammesgeschichte I und II. (Beitr. z. Biol. d. Pflanz. 1921. 14, 87—143.)  
 Souèges, R., s. unter Angiospermen.  
 Steil, W. N., s. unter Farnpflanzen.  
 Tschulok, S., Deszendenzlehre (Entwicklungslehre). Jena. 1922. 324 S.

### Ökologie.

- Beauverie, J., Sur l'adaptation xérophile des euphorbes parasitées par des rouilles. (Laborat. de botan., fac. des sciences, Clermont.) (C. R. Soc. Biol. Paris. 1921. 84, 401—403.)  
 Fitting, H., Aufgaben und Ziele einer vergleichenden Physiologie auf geographischer Grundlage. Jena. 1922. 42 S.  
 Mc Whorter, F. P., Destruction of mosses by Lichens. (Bot. Gazette. 1921. 72, 321—325.)  
 Olsen, C., The ecology of *Urtica dioica*. (Journ. of Ecology. 1921. 9, 1—18.)  
 Rayner, M. C., The ecology of *Calluna vulgaris*, II, the calcifuge habit. (Ebenda. 60—74.)  
 Rexhausen, L., Über die Bedeutung der ektotrophen Mykorrhiza für die höheren Pflanzen. (Beitr. z. Biol. d. Pflanz. 1921. 14, 19—58.)  
 Tamm, O., Beitrag zur Diskussion über das Ziel und die Arbeitsmethoden der Pflanzensoziologie. (Svensk Bot. Tidskrift. 1921. 15, 243—250.)  
 Wildeman, E. de, Sur les théories de la myrmécophilie. (C. R. Acad. Sc. Paris. 1921. 172, 124—126.)

### Algen.

- Doflein, F., Die Gattung *Chloramoeba* Bohlin und ihre Stellung im Reich der Organismen. (Acta Zoologica. 1921. 2, 431—443.)  
 Grönblad, R., New Desmids from Finland and Northern Russia with critical Remarks on some known Species. (Acta Societatis pro Fauna et Flora Fennica. 1921. 49, 78 S.)  
 Gruzewska, Z., Les substances mucilagineuses de *Laminaria flexicaulis*. (C. R. Acad. Sc. Paris. 1921. 173, 52—54.)  
 Mangenot, Documents concernant l'amidon des algues floridées. (C. R. Soc. Biol. Paris. 1921. 84, 406—409.)  
 —, Sur les »grains de fucosane« des Phéophycées. (C. R. Acad. Sc. Paris. 1921. 172, 126—129.)  
 —, La structure des anthérozoïdes des Fucacées. (Ebenda. 1198—1200.)  
 Naumann, E., Notizen zur Biologie der Süßwasseralgen. (Arkiv för Bot. 1921. 16, Nr. 1. 1—11. 7 Fig.)  
 —, Notizen zur Systematik der Süßwasseralgen. (Ebenda. Nr. 2. 1—19. 12 Fig.)  
 Oye, P. van, Note sur les Micro-organismes de l'eau saumâtre du Vieux Port de Batavia (Java). (Ann. de Biol. Lacustre. 1921. 10, 12 S.)  
 Pascher, A., Die Süßwasser-Flora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. Heft 7. Heering, W., Chlorophyceae IV. Siphonocladiales, Siphonales. Jena. 1921. 103 S.  
 Sauvageau, C., Observations biologiques sur le *Polysiphonia fastigiata* Grev. (Recueil trav. bot. néerlandais. 1921. 18, 213—230.)  
 Schmidt, A., Atlas der Diatomaceen-Kunde. Heft 81/82. 83. Leipzig. 1921.  
 Ström, K. M., Some Algae from hot springs in Spitzbergen. (Bot. Notiser. 1921. 17—21.)

## Bakterien.

- Bruynoghe, R.**, Manuel de Bacteriologie. Paris. 1921.  
**Buckholder, W. H.**, s. unter Teratologie und Pflanzenkrankheiten.  
**Gieckhorn, J.**, Zur Morphologie und Mikrochemie einer neuen Gruppe der Purpurbakterien. (Ber. d. d. bot. Ges. 1921. 39, 312—319.)  
**Gorini, C.**, Über plötzliche physiologische Mutationen durch individuelle Abweichungen bei den Milchsäurebakterien. (Centralbl. f. Bakt. II. Abt. 1921. 55, 241—242.)  
**Henneberg, W.**, Untersuchungen über die Darmflora des Menschen mit besonderer Berücksichtigung der jodophilen Bakterien im Menschen und Tierdarm sowie im Kompostdünger. (Ebenda. 242—281.)  
**Klimmer, M.**, Zur Artverschiedenheit der Leguminosen-Knöllchenbakterien, festgestellt auf Grund serologischer Untersuchungen. (Ebenda. 281—283.)  
**Toeniessen, E.**, Über die Variationsformen der Bakterien und ihre Übereinstimmung mit den Variationsformen der Metazoen. (Ebenda. I. Abt. 1921. 86, 353—380.)

## Pilze.

- Abderhalden, E.**, s. unter Physiologie.  
 —, und **Fodor, A.**, s. unter Physiologie.  
**Behrens, J.**, Die Perithezien des Eichenmehltaues in Deutschland (Zeitschr. für Pflanzenkrankh. 1921. 31, 108—110.)  
**Bernhard, Ch.**, Une très rare Phalloïdée, *Pseudocolus javanicus* (Penzig) Lloyd. (Ann. Jard. Buitenzorg. 1921. 31, 93 ff.)  
**Blakeslee, A. F., Welch, D. S., and Cartledge, J. L.**, Technique in contrasting mucors. (Bot. Gazette. 1921. 72, 162—172.)  
**Hoerner, G. R.**, Germination of aeciospores, urediniospores and teliospores of *Puccinia coronata*. (Ebenda. 173—177.)  
**Killermann, S.**, Neuer Fund einer *Vibrissa* in Deutschland. (Ber. d. d. bot. Ges. 1921. 39, 345—347.)  
**Laibach, F.**, Untersuchungen über einige *Septoria*-Arten und ihre Fähigkeit zur Bildung höherer Fruchtformen. III. u. IV. (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1921. 31, 161—197.)  
 —, Untersuchungen über einige *Ramularia*- und *Ovularia*-Arten und ihre Beziehungen zur Askomyzetengattung *Mycosphaerella*. (Centralbl. f. Bakt. II. Abt. 1921. 55, 284.)  
**Melin, E.**, Über die Mykorrhizenpilze von *Pinus silvestris* L. und *Picea Abies* (L.) Karst. (Svensk Bot. Tidskrift. 1921. 15, 192—203.)  
**Migula, W.**, Kryptogamen-Flora von Deutschland, Deutsch-Österreich und der Schweiz. Bd. 3: Pilze, V. 4, Abt. 1. Berlin. 1921. (Thomé, Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz. Bd. 11, Abt. 1.) (Fungi imperfecti Sphaeropsidales. Melanconiales. 614 S.)  
**Pinoy, P.-E.**, Sur la germination des spores, sur la nutrition et sur la sexualité chez les myxomycetes. (C. R. Acad. Sc. Paris. 173, 50—51.)  
**Rexhausen, L.**, s. unter Ökologie.  
**Rommel, L. und G.**, Parallelvorkommen gewisser Boleten und Nadelbäume. (Svensk Bot. Tidskrift. 1921. 15, 204—213.)  
**Teichmann, W.**, Über den Formenreichtum der *Monilia variabilis* Lindner und seine Ursachen. (Diss. Göttingen. 1921. 83 S.)

## Flechten.

- Bioret, G. M.**, Revue des travaux parus sur les Lichens de 1910 à 1919. (Rev. gén. de Bot. 1921. 33, 63—76.) (Wird fortgesetzt.)  
**Church, A. H.**, The Lichen life-cycle. (Journ. of Bot. 1921. 59, 197—202, 216—221. Mit Forts.)  
**Du Rietz, G. E.**, Lichenologiska fragment. III. (Lichenologische Fragmente. III.) (Svensk Bot. Tidskrift. 1921. 15, 181—191.)



**Smith, A. L.**, Lichens. (Cambridge Botanical Handbooks. Cambridge. University Press.) 1921.

### Moose.

- Douin, R. M.**, Recherches sur les Marchantiées. (Rev. gén. de Bot. 1921. 33, 34—62. Pl. 17—20, 45 Fig.) (Wird fortgesetzt.)  
**Pottier, M.**, Recherches sur le développement de la feuille des mousses. (Ann. sc. nat. Bot. 1921. 10. sér. 3, 1—144.)

### Farnpflanzen.

- Florin, R.**, s. unter Palaeophytologie.  
**Johnson, D. S.**, Polypodium vulgare as an Epiphyte. (Bot. Gazette. 1921. 72, Heft 4, 237—344.)  
**Steil, W. N.**, Vegetative reproduction and aposporous growth from the young Sporophyte of Polypodium irioides. (Bull. Torrey Bot. Club. 1921. 48, 202—205.)

### Gymnospermen.

- Corrévon, H.**, s. unter Angiospermen.  
**Mez, C. und Kirstein, K.**, s. unter Physiologie.  
**Park, D. A.**, s. unter Physiologie.

### Angiospermen.

- Almquist, S.**, Rosae Musei regni suecici in methodum naturalem redactae. (Arkiv för Bot. 1921. 16, Nr. 9, 1—51.)  
**Blake, S. F.**, Neomillspanghia, a new genus of Polygonaceae, with remarks on related genera. (Bull. Torrey Bot. Club. 1921. 48, 77—88.)  
**Brand, A.**, Borraginaceae — Borrainoideae — Cynoglosseae (Pflanzenreich. 1921. IV, 252, 78. Heft. 183 S.)  
**Bugnon, P.**, La feuille chez les Graminées. 1921. Thèse, Paris. 108 S.  
**Camus, G., et Camus, A.**, Iconographie des Orchidées d'Europe et du bassin méditerranéen. Paris. 1921.  
**Corrévon, H.**, Nos arbres dans la nature. Paris. 1921. 364 S.  
**Diels, L.**, Die Methoden der Phytographie und der Systematik der Pflauzen. (Aus Abderhalden, Handb. d. biol. Arbeitsmethoden. 1921, 67—190.)  
**Fedde, F.**, Neue Arten von Corydalis aus China I. (Fedde, Repert. 1921. 17, 128—129.)  
**Fürth, P.**, Zur Biologie und Mikrochemie einiger Pirola-Arten. (Sitzgsber. d. Ak. d. Wiss. Wien. Math.-naturw. Kl., Abt. I. 1920. 129, H. 10.)  
**Hallier, H.**, Beiträge zur Kenntnis der Linaceae (DC. 1819.) Dumort. (Beih. z. Bot. Centralbl. 1921. 39, 178 S.)  
**Hegi, G.**, Illustr. Flora von Mittel-Europa. München. 1921. 4, 2. Hälfte. Lief. 1.  
**Hutchinson, J.**, The Family Winteraceae. (Kew Bull. 1921. 185—191.)  
 —, The Genus Therorhodon. (Ebenda. 201—205.)  
 —, and **Pearce, K.**, Revision of the Genus Tryphostemma. (Ebenda. 257—266.)  
**Johansson, K.**, und **Samuelsson**, Hieraciumfloran i Västmanland. (Arkiv för Bot. 1921. 16. No. 14. 1—54.)  
**Kränzlin, Fr.**, Orchidaceae Dusenianae novae. (Ebenda. No. 8. 1—30.)  
 —, Bignoniaceae novae III. (Fedde, Repert. 1921. 17, 115—125.)  
**Mattfeld, J.**, Compositae novae austro-americanae I. (Ebenda. 178—185.)  
**Mez, C.**, Additamenta monographica 1920. (Ebenda. 113—114.)  
 —, Gramineae novae vel minus cognitae. (Ebenda. 145—153.)  
**Morton, F. von**, Die Blütenpflanzen mit besonderer Berücksichtigung von deren Aufbau und Leben. Wiesbaden, Leipzig. 1921. XII + 188 S. 8°. (»Das Naturreich«.)  
**Peter, J.**, Zur Entwicklungsgeschichte einiger Calycanthaceen. (Beitr. z. Biol. d. Pflanz. 1921. 14, 59—86.)

- Pfeiffer, H., *Conspectus Cyperacearum in America meridionali nascentium*. II. (Fedde, Repert. 1921. 17, 227—239.)
- , Revision der Gattung *Ficinia* Schrad. Diss. Bremen. 1921. 63 S.
- Pilger, R., Die Stämme des Pflanzenreiches. 1921. Sammlung Göschen. Nr. 485. 2. umgearb. Aufl. 119 S.
- , Eine neue *Ipomoea* (I. Amparoana) aus Costa-Rica. (Fedde, Repert. 1921. 17, 125.)
- Rosen, F., Über die Samen einiger Speisekürbisse. (Beitr. z. Biol. d. Pflanz. 1921. 14, 1—18.)
- Sandt, W., Beiträge zur Kenntnis der Begoniaceen. (Flora. 1921. N. F. 14, 329—384. 14 Fig.)
- Schlechter, R., *Orchidaceae novae et criticae*. Decas LXIX. (Fedde, Repert. 1921. 17, 138—144.)
- , *Orchidaceae novae Beccarianae*. (Notizbl. Bot. Gart. u. Mus. Berlin-Dahlem. 1921. 8, 14—20.)
- , Die *Thismieae*. (Ebenda. 31—45.)
- Souèges, R., *Embryogénie des Labiées*. Développement de l'embryon chez le *Glechoma hederacea* L. et le *Lamium purpureum* L. (C. R. Acad. Sc. Paris. 1921. 173, 48—50.)
- , *Embryogénie des crofulariacées*. Développement de l'embryon chez le *Veronica arvensis* L. (Ebenda. 172, 703—705.)
- Sprague, T. A., A Revision of the Genus *Belotia*. (Kew Bull. 1921. 270—278.)
- , A Revision of the Genus *Capraria*. (Ebenda. 205—212.)
- Stapf, O., *Daturicarpa*, a new genus of *Apocynaceae*. (Ebenda. 166—171.)
- Ulbrich, E., *Leguminosae asiaticae novae vel criticae*. (Notizbl. Bot. Gart. u. Mus. Berlin-Dahlem. 1921. 8, 83—90.)
- Urban, J., *Sertum antillanum* XII. (Fedde, Repert. 1921. 17, 156—170.)
- , *Plantae jamaicensis*. (Notizbl. Bot. Gart. u. Mus. Berlin-Dahlem. 1921. 8, 21—24.)
- , *Plantae caribaeae*. (Ebenda. 25—30.)
- Warburg, O., s. unter Allgemeines.
- Zahn, K. H., *Compositae-Hieracium*. Sect. VII. *Vulgata* (Schluß) bis Sect. X. *Pannosa* (Anfang). (Pflanzenreich. 1921. 76. Heft. 289—576.)

### Pflanzengeographie. Floristik.

- Binning, A., *Bidrag till kännedomen om kärlväxtfloran i västra Västmanlands bergslag*. (Beiträge zur Kenntnis der Gefäßpflanzen in den Bergwerksdistrikten des westlichen Westmanlands.) (Svensk Bot. Tidskrift. 1921. 15, 214—242.)
- Cockayne, L., *The Vegetation of New Zealand*. (Die Vegetation der Erde. XIV. 1921. 364 S.)
- Engler, A., Die Pflanzenwelt Afrikas, insbesondere seiner tropischen Gebiete. Grundzüge der Pflanzenverbreitung in Afrika und die Charakterpflanzen Afrikas. (Ebenda. IX. Bd. 3. Heft 2. 878 S.)
- Fitting, H., s. unter Ökologie.
- Karsten, G., *Asiatische Epiphyten*. (Vegetationsbilder von Karsten und Schenck. 14. Reihe. 1921. Heft 1, Tafel 1—6.)
- Schulz, A., Beiträge zur Kenntnis der Verbreitung interessanter Phanerogamenformen im Saalebezirke I. (Mitt. Thür. Bot. Verein. 1921. N. F. Heft 35, 13—20.)
- Uphof, J. C. Th., *Vegetationsbilder aus dem Staate Michigan*. (G. Karsten und H. Schenck, Vegetationsbilder. 13. Reihe, H. 8. 1921. Taf. 43—48.)

### Palaeophytologie.

- Edwards, W. N. —, *Fossil Coniferous Wood from Kerguelen Island*. (Ann. of Bot. 1921. 35. 609 ff.)

- Florin, R.**, Über den Bau der Blätter von *Nilssonia polymorpha* Schenk. (Arkiv för Bot. 1921. 16, Nr. 7, 1—10.)
- Goldring, W.**, Annual rings of growth in Carboniferous Wood. (Bot. Gazette. 1921. 72, 326—330.)
- Penck, A.**, Die Höttinger Breccie und die Inntal-Terrasse nördl. Innsbruck. (Abh. preuß. Akad. Wiss. 1920. Phys.-math. Kl. Nr. 2. 1625.)

### Teratologie und Pflanzenkrankheiten.

- Abstracts** of papers presented at the twelfth annual meeting of the American phyto-pathological Society. Chicago, Dez. 1920. (Phytopathologie. 1921. 11, 31—60.)
- Adams, J. F.**, Observations on wheat scab in Pennsylvania and its pathological histology. (Ebenda. 115—124.)
- Buckholder, W. H.**, The bacterial blight of the bean: a systemic disease. (Ebenda. 61—69.)
- Enlows, E., M. A. and Rand, F. V.**, A lotus leaf-spot caused by *Alternaria nelumbii* sp. nov. (Ebenda 135—149, Pl. 4, 1 Fig.)
- Fulmek, L., und Stift, A.**, Über im Jahre 1920 erschienene bemerkenswerte Mitteilungen auf dem Gebiete der tierischen und pflanzlichen Feinde der Kartoffelpflanze. (Centralbl. f. Bakt. II. Abt. 1921. 54, 492—529.)
- Massey, L. M.**, Experimental data on losses due to crown-cancer of rose. (Phytopathologie. 1921. 11, 125—134.)
- Mc Lean, F. T., and Lee, H. A.**, The resistance to citrus cancer of *Citrus nobilis* and a suggestion as to the production of resistant varieties in other citrus species. (Phytopathologie. 1921. 11, 109—114.)
- Penzig, T.**, Pflanzen-Teratologie. 2., stark vermehrte Aufl. Bd. I u. 2. Borntraeger, Berlin. 1921. 283 S. u. 548 S.
- Spencer, E. R.**, Decay of Brazil nuts. (Bot. Gazette. 1921. 72, 265—292.)
- Uphof, J. C. Th.**, Eine neue Krankheit von *Cephalanthus occidentalis* L. (Zeitschr. f. Pflanzenkr. 1921. 31, 100—108. 1 Fig.)
- Wahl, v.**, Schädlinge der Sojabohne. (Ebenda. 194—196.)

### Angewandte Botanik.

- Bernatsky, J.**, Peroxid sowie Kupfervitriol gegen *Oidium*. (Zeitschr. f. Pflanzenkr. 1921. 31, 94—96.)
- Fischer, H.**, Pflanzenbau und Kohlensäure. Stuttgart. 1921. VIII + 82 S.
- Hausrath, H.**, Erfahrungen mit dem Anbau fremder Holzarten in den Forsten Badens. (Mitt. d. Deutsch. Dendrolog. Gesellsch. 1921. Nr. 31. 233—243.)
- Koch, A.**, Stickstoffversorgung in der Kriegszeit. (Jahresber. d. Vereinigung f. angewandte Botanik. 1917. 15, 53—64.)
- Kurz, J.**, s. unter Physiologie.
- Münch**, Neuere Fortschritte der Pflanzenphysiologie und ihre Anwendung in der Forstwirtschaft. (Tharandt. Forstl. Jahrb. 1921. 72, 225—244.)

### Technik.

- Blochmann, F.**, Neue Hilfsmittel beim Herstellen und Weiterbehandeln von Paraffinschnitten. (Zeitschr. f. wiss. Mikr. 1921. 38, 51—59.)



Weitere Schriften von

## Julius Stoklasa

### Biochemischer Kreislauf des Phosphat-Ions im Boden.

Mit 12 Tafeln. (Abdruck a. d. Centralblatt für Bakteriologie, II. Abt., Bd 29<sup>4</sup>.)  
III, 159 S. gr. 8° 1911. Mk 24.—

Österreich-ung. Zeitschrift für Zucker-Industrie und Landwirtschaft:  
Der wissenschaftlich äußerst tätige, publizistisch ungemein fruchtbare, in allen Fachkreisen bekannte Verfasser hat in vorliegender Schrift die Resultate seiner jahrelangen Studien, Forschungen und experimentellen Untersuchungen über die Bedeutung des Phosphors für das Pflanzenleben niedergelegt, aus denen er namentlich bezüglich der Bakterienwirkungen beim Phosphorkreislauf äußerst interessante Folgerungen zieht und die er in geistreicher Weise darzustellen sucht. Nicht nur für den Biologen vom Fach, sondern für jeden, der dem Pflanzen- und Ackerbau näher steht, dürfte die Lektüre vorliegenden Buches von großem Interesse sein, und daher kann dasselbe auch allen diesen bestens empfohlen werden.

F. Strohmeyer

La Pédologie. Revue internationale Nr. 3, 1911: Die Lücke in der Wissenschaft wurde in großem Maße durch die umfangreiche Monographie des berühmten Prager Professors Julius Stoklasa erfüllt.

Omelianski

### Das Brot der Zukunft. Mit 1 Abbildung im Text und 7 Tafeln. VII, 189 S. gr. 8° 1917. Mk 24.—

Inhalt: Die Chemie des Weizen- und Roggen-Samens. — Das Kriegsbrot. — Das Brot der Zukunft.

Chemiker-Zeitung, 5. Mai 1917: Dieses sehr lesenswerte und zeitgemäße Buch, dessen Verfasser sich schon seit 10 Jahren mit der Brotfrage beschäftigte und sie gleich nach Kriegsbeginn durch Versuche im Großen zu lösen begann, gliedert sich in drei Hauptabteilungen: die erste ist der Chemie des Weizen- und Roggen-Samens sowie der aus ihnen hergestellten Produkte gewidmet, das sind Mehl, Kleie und Brot; die zweite erörtert die in Österreich und Deutschland erlassenen Kriegsverordnungen, die zugelassenen oder anbefohlenen Zusätze aller Art, und deren Einfluß auf die Verdaulichkeit des Kriegsbrottes; die dritte behandelt das Brot der Zukunft, unter besonderer Berücksichtigung des Finklerschen Finalmehles und Finalbrottes. . . . Auf das ausführliche analytische Material, auf die in physiologischer und pathologischer Hinsicht (Diabetes) eröffneten Ausblicke und auf die reichhaltigen Literaturangaben kann an dieser Stelle nur hingewiesen werden. Das sehr schön ausgestattete und mit trefflichen Tafeln versehene Buch kann einem weiteren Leserkreise nicht dringend genug empfohlen werden.

Edmund O. von Lippmann

### Beiträge zur Kenntnis der Ernährung der Zuckerrübe. Physiologische Bedeutung des Kalium-Ions im Organismus der Zuckerrübe. Von Prof. Dr. Julius Stoklasa und Dr. Alois Matoušek, Assistent der Schwarzenbergischen landwirtschaftl. Versuchsstation in Lobositz. Unter Mitwirkung von Dozent Mg. Ph. Em. Senft, Oberinspektor in Wien, Dozent Dr. J. Sebor in Prag, Dr. W. Zdobnický in Prag. Mit 1 Abbildung im Text und 23 Tafeln. VIII, 230 S. gr. 8° 1916. Mk 48.—

Zeitschrift des Vereins der deutschen Zucker-Industrie Berlin, Bd. 66, Heft 728, Sept. 1916: Streng nach der Methode der Induktion zieht Stoklasa seine Schlußfolgerungen auf Grund eines Stoffes, den er mit unendlicher Arbeit und kritischem Fleiß aus der gesamten Weltliteratur zusammengetragen hat, als weitschender Forscher, der an vielen Stellen, wo das Vorhandene nicht zureicht, mit eigener experimenteller Arbeit einsetzt. Diese eigenen experimentellen Arbeiten sind zum großen Teile früher in Zeitschriften erschienen und wir gestehen offen, daß damals Zweck und Ziele einzelner uns öfter nicht verständlich waren. Jetzt, da dieses große Werk vorliegt, erkennen wir, daß es nur Bausteine waren, um große neue Gedanken zu befestigen und die Zuverlässigkeit der theoretischen Vorbetrachtungen zu belegen. — Für jeden Fachmann muß es ein Genuß sein, dieses Buch zu lesen, in dem keines der großen Probleme der Entstehung des lebendigen Stoffes unerörtert bleibt und viele Vorgänge auf natürliche Weise erklärt werden, die bisher unerforscht waren.

Die Anschaffung des Werkes, das seiner ausführlichen Literaturangaben halber auch als Nachschlagebuch wertvoll ist, sei wärmstens empfohlen. Prof. Dr. Herzfeld (Berlin)



**Organographie der Pflanzen** insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. Von Dr. **K. Goebel**, Professor an der Universität München. Zweite, umgearbeitete Auflage.

Dritter Teil: **Spezielle Organographie der Samenpflanzen**. Erstes Heft: Vegetationsorgane. Mit 220 Abbild. im Text. 284 S. gr. 8° (S. 1209—1492 des ganzen Werkes) 1922 Mk 54.—

Das zweite Heft des dritten Teiles befindet sich in Vorbereitung; damit wird dann die zweite Auflage der „Organographie“ vollständig sein.

**Deszendenzlehre (Entwicklungslehre)**. Ein Lehrbuch auf historisch-kritischer Grundlage. Von Dr. **S. Tschulok**, Privatdozent für allgemeine Biologie an der Universität Zürich. Mit 63 Abbildungen im Text und 1 Tabelle. XII, 324 S. gr. 8° 1922 Mk 48.—, geb. Mk 58.—

Inhalt: 1. Einleitung. — 2. Die erste formale Voraussetzung der modernen Entwicklungslehre: die Erfassung des Geschehens unter dem Gesichtspunkte der „geologischen“ Zeit. — 3. Die zweite formale Voraussetzung der modernen Entwicklungslehre — die Bedingungen für die Aufnahme hypothetischer Elemente (für das Gebiet der „beschreibenden“ Naturwissenschaften). — 4. Die Erfassung der Mannigfaltigkeit der Lebewesen mit Hilfe des taxonomischen Begriffssystems (zur Geschichte und Logik des natürlichen Systems der Tiere und Pflanzen). — 5. Das natürliche System als der Beweis der Deszendenztheorie. — 6. Ergänzende Beweise der Deszendenztheorie: aus der Morphologie, Embryologie, Chorologie und Chronologie. — 7. Das Problem der Stammbäume. — 8. Das Problem der Entwicklungsfaktoren. — 9. Die Unabhängigkeit der Deszendenztheorie von dem Stande der Stammbaum- und Faktorenforschung. — 10. Die Gegner der Deszendenztheorie. — 11. Begriffsverwirrung und Uneinigkeit bei den Anhängern der Deszendenztheorie. — 12. Anhang: Über die Logik und Geschichte des biogenetischen Gesetzes. — Autorenregister. Register der Pflanzen- und Tiernamen.

Bisher hat es an einer Darstellung der gesamten Entwicklungslehre gefehlt, in der die einzelnen Elemente derselben so klar herausgearbeitet waren, daß man jeder neu aufkommenden Erkenntnis, betreffe sie neue Tatbestände oder neue Deutungen und Verbindungen von Tatbeständen und Ideen, sofort ihren bestimmten Platz im System der Gesamtlehre zuweisen könnte. Diese Lücke sucht das vorliegende Lehrbuch auszufüllen. Unabhängig von historischen Umständen und frei von den Einflüssen der „Parteirichtungen“ hat der Verfasser versucht, eine rein normative Darstellung zu geben, die nur der inneren, immanenten Logik der Sache selbst folgt. Ein solcher Versuch, zum erstenmal unternommen, wird für Lernende wie Lehrer der Biologie von größtem Interesse sein.

**Lebensdauer, Altern und Tod**. Von Dr. **E. Korschelt**, Professor der Zoologie und vergleich. Anatomie an der Universität Marburg. Zweite, umgearbeitete und stark vermehrte Auflage. Mit 107 Abbildungen im Text. VIII, 307 S. gr. 8° 1922 Mk 48.—, geb. Mk 58.—

Inhalt: Einleitung. — 1. Angaben über die Lebensdauer der Tiere. 2. Lebensdauer und Altern der Pflanzen. 3. Die verschiedenen Todesursachen. 4. Die Lebensdauer der Einzelligen. 5. Protozoenkolonie; Zellenstaat und Metazoen, Zelldifferenzierung und Abnutzung. 6. Rückbildung und Untergang von Zellen und Organen beim normalen Lebensprozeß. 7. Beschränkung der Zellenzahl in den Organen (Zellkonstanz). 8. Das Altern von Zellen im Zellenverband. 9. Altersveränderungen an Organen. 10. Verjüngung von Zellen und Geweben. 11. Verjüngung und Lebensverlängerung. 12. Ruhezustände und Lebensdauer. 13. Fortpflanzung und Lebensdauer. 14. Die Beziehungen der Lebensdauer zum Wachstum und andere sie bestimmende Ursachen. 15. Allgemeine Fragen der Lebensdauer und Todesursachen. Schlußbetrachtungen. — Literatur-, Namen- und Sachverzeichnis.

Die vorliegende Schrift behandelt ausführlich die Lebensdauer der Säugetiere und daraus allgemeine Schlüsse zu ziehen. Damit verglichen wird die Lebensdauer der Vögel und der übrigen Wirbeltiere, worauf Angaben über die Lebensdauer der Wirbellosen folgen; auch die der Pflanzen wird vergleichsweise behandelt. Von den Einzelligen ausgehend bespricht der Verfasser die am Körper und seinen Bestandteilen auftretenden Altersveränderungen, bei welchen Betrachtungen der menschliche Organismus im Mittelpunkt steht. Die Ursache des Alterns, wie die Einrichtung und das Auftreten des Todes werden eingehend untersucht, wobei zu Ausblicken allgemeiner Natur genügend Veranlassung ist. — Die erheblich umgearbeitete zweite Auflage ist durch den Abschnitt „Verjüngung und Lebensverlängerung“ vermehrt.

# ZEITSCHRIFT FÜR BOTANIK

HERAUSGEGEBEN

VON

HANS KNIEP UND FRIEDRICH OLTMANN

14. JAHRGANG

HEFT 3

MIT 3 ABBILDUNGEN UND 5 KURVENTAFELN IM TEXT



JENA  
VERLAG VON GUSTAV FISCHER  
1922

---

Monatlich erscheint ein Heft

---

Alle für die Zeitschrift bestimmten Sendungen (Manuskripte, Bücher usw.)  
bitten wir zu richten an  
Herrn Geh. Hofrat Prof. Dr. Oltmanns, Freiburg i. Br., Jacobistr. 23



I. Originalarbeiten.		Seite
E. Bachmann, Zur Physiologie der Krustenflechten. Mit 5 Kurven- tafeln im Text		193
Kurt Stern, Zur Elektrophysiologie der Berberisblüte. Mit 3 Ab- bildungen im Text.		234
II. Besprechungen.		
Halle, Th. G., On the Sporangia of some mesozoic ferns		262
Haupt, A. W., Gametophyte and sex organs of <i>Reboulia hemisphaerica</i>		262
—, Embryogenie und sporogenesis in <i>Reboulia hemisphaerica</i>		262
Henrici, M., Zweigipflige Assimilationskurven. Mit spezieller Berücksichtigung der Photosynthese von alpinen phanerogamen Schattenpflanzen und Flechten		250
Lundquist, G., Fossile Pflanzen der Glossopteris-Flora aus Brasilien		263
Mevius, W., Beiträge zur Physiologie »kalkfeindlicher« Gewächse		253
Riede, Wilhelm, Untersuchungen über Wasserpflanzen		256
Romell, L. G., Notes on the embryology of <i>Salsola Kali</i> L.		261
Salisbury, E. J., Variation in <i>Eranthis hiemalis</i> , <i>Ficaria verna</i> , and other members of the Ranunculaceae, with Special Reference to Trimery and the Origin of the Perianth		259
—, Variation in <i>Anemone apennina</i> , L. and <i>Clematis vitalba</i> , L., with Special Reference to Trimery and Abortion		259
Zollikofer, Clara, Über die tropistische Wirkung von rotem Licht auf Dunkelpflanzen von <i>Avena sativa</i>		249
III. Neue Literatur		265



Verlag von Gustav Fischer in Jena

Soeben erschien:

**Ueber die Verbreitung des Aluminiums in der Natur und seine Bedeutung beim Bau- und Betriebsstoffwechsel der Pflanze.** Von Dr. **Julius Stoklasa**, Dipl.-Ing. agron., Prof. a. d. böhm.-techn. Hochschule u. Direktor der staatl. Versuchsstation in Prag. Mit 28 Abbildungen im Text. X, 500 S. gr. 8° 1922 Mk 80.—

Inhalt: 1. Verbreitung des Aluminiums in der Erdkruste. 2. Studien über den Verwitterungsprozeß von Orthoklas. 3. Die Genesis der Kaolinbildung. 4. Bildung des Laterits. 5. Die Typen der Bodenbildung. 6. Die Reaktion der Böden. 7. Ueber die Verbreitung des Aluminium-Ions in den gewöhnlichen natürlichen Wässern. 8. Einfluß der Organismen auf die Entstehung der Ackererde. 9. Ueber die Verbreitung des Aluminium-Ions in der Pflanzenwelt. 10. Ueber die Verbreitung des Aluminium-Ions in der Tierwelt. 11. Ueber den Einfluß des Aluminium-Ions auf die Keimung des Samens und die Entwicklung der Pflanzen. 12. Ueber den Einfluß des Aluminium-Ions auf die Entwicklung der Pflanzen. 13. Ueber die Resorption des Aluminium-Ions durch das Wurzelsystem der Pflanzen. 14. Ueber die Beeinflussung der Eisenaufnahme in die lebende Zelle durch das Aluminium-Ion. 15. Ueber die physiologische Bedeutung des Aluminium-Ions für den Bau- und Betriebsstoffwechsel der Pflanzen. 16. Ueber die Bedeutung des Aluminiums im Stoffwechsel der Pflanzen. 17. Ueber den Stoffaustausch der Ionen. 18. In welcher Form wird das Aluminium am vorteilhaftesten resorbiert? 19. Ueber die Wirkung des Aluminiums auf die Farben der Blüten. 20. In welcher Form ist das Aluminium im Organismus der Pflanze vorhanden? 21./22. Ueber das Vorkommen des Aluminiums in den Pflanzenzellmembranen und in den Nukleoproteiden. 23. Ueber die Nährstoffscheue der Hydrophyten und Hygrophyten, insbesondere der Torfmoose (*Sphagnum*). 24. Ueber das Leben der vorweltlichen Pflanzen. — Literatur. — Namenregister.

Schon seit 26 Jahren beschäftigt sich der Verfasser mit der physiologischen Bedeutung und Verbreitung des Aluminiums im Pflanzenreiche. Die Resultate haben ein neues Licht in die Bedeutung der Tonerde bei dem gesamten Betriebsstoffwechsel der Pflanzen, namentlich der Hydrophyten, Hydrophyten, Mesophyten und Xerophyten gebracht. Hierbei sind die Bodenverhältnisse und die in ihm sich abspielenden Verwitterungsverhältnisse von ausschlaggebender Bedeutung. Die damit zusammenhängenden chemisch-mineralogischen Untersuchungen bilden einen Teil des Buches, das damit das ganze Problem erschöpfend nach beiden Richtungen hin behandelt und infolgedessen für Botaniker und Mineralogen, aber auch für die wissenschaftlich interessierte Landwirtschaft, gleich wertvoll ist.

# Zur Physiologie der Krustenflechten.

Von

E. Bachmann.

Mit 5 Kurventafeln im Text.

In seinen »Morphologischen und biologischen Untersuchungen über die Flechten« spricht Zukal<sup>1</sup> in der zweiten Abhandlung, S. 22 die Ansicht aus, daß die Versenkung des Lagers gewisser Flechten, gemeint sind endolithische Kalkflechten, in Kalkgestein den Zweck habe, sie gegen Tierfraß zu schützen. Da sie meist ganz in den Kalk versenkt sind, würde der Schutz ein absoluter sein, wirksamer als alle anderen Schutzmittel, die gegen Tierfraß aufgezählt worden sind.

Es hat mir jedoch nie einleuchten wollen, daß dies der einzige, ja der wichtigste Vorteil der Versenkung in Kalk sei, vielmehr habe ich schon früher<sup>2</sup> den Standpunkt vertreten, daß er in der Wasserversorgung gesucht werden müsse und ich konnte durch einige Versuche mit künstlicher Bewässerung die Wahrscheinlichkeit meiner Annahme beweisen. Volle Bestätigung haben die im Laufe des vergangenen Sommers ausgeführten umfassenden Versuche gebracht.

Zunächst habe ich bloß Kalkflechten, meist endolithische, aber auch etliche epilithische auf ihre Aufnahmefähigkeit für Wasser und ihr Bestreben, das aufgenommene festzuhalten untersucht. Als nach Abschluß dieser Versuchsreihen eine Probe mit einer epilithischen Kieselflechte ein überraschend hohes Aufnahmevermögen für Wasser ergab, habe ich auch noch andere Flechten dieser Art untersucht, die Ergebnisse sämtlich protokolliert und auf Millimeterpapier übertragen.

<sup>1</sup>) Zukal, Hugo, Sitzgsber. d. k. Akad. d. Wiss. in Wien. Math.-nat. Kl. Abt. I. 1895. 104.

<sup>2</sup>) Bachmann, E., Der Thallus der Kalkflechten. Vorl. Mitt. Ber. d. d. bot. Ges. 1914. 31, 9.

Die beiden obengenannten Eigenschaften konnten selbstverständlich nur aus vergleichenden Versuchen abgeleitet werden. Die Vergleiche erstreckten sich zuerst auf Kalkflechten und flechtenfreien „Kontrollkalk“ gleicher Beschaffenheit von demselben Fundort. Dann wurden auch Kalkflechten unter sich, Kieselflechten unter sich, sowie Kalk- und Kieselflechten miteinander verglichen. Das ergab folgende Versuchsreihen:

I. Kalkflechten verglichen mit Kontrollkalk:

1. *Verrucaria calciseda* (endolith.) und Kontrollkalk, *Aspicilia farinosa* (epilith.) und Kontrollkalk.
2. *Thelochroa Montinii* auf *Verrucaria parmigera* und Kontrollkalk.
3. *Verrucaria fusca* (epilith.) und Kontrollkalk.
4. *Amphoridium Hochstetteri*, *Verrucaria marmorea* und Kontrollkalk.

II. Kalkflechten unter sich.

A. Mit *Chroolepusgonidien*:

1. *Gyalecta cupularis* und *Jonaspis Prevostii*,
2. *Gyalecta cupularis*, *Opegrapha saxicola* und *Sagedia persicina*.

B. Mit *Chroolepusgonidien* gegen eine Kalkflechte mit *Pleurococcusgonidien*:

3. *Gyalecta cupularis*, *Jonaspis Prevostii* und *Verrucaria calciseda*.

III. Kieselflechten untereinander:

1. *Lecidea fuscocinerea* und *Lecidea albocaerulea*, f. *alpina*.
2. *Aspicilia silvatica* und *Aspicilia laevata*, f. *albicans*.
3. *Lecanora badia* aus Südtirol mit derselben aus dem Erzgebirge.

IV. Zwei Kalkflechten mit einer Kieselflechte:

- Lecanora badia* (Tirol) mit *Amphoridium Hochstetteri* und *Verrucaria calciseda*.

### Methodisches.

Die Versuche wurden ausschließlich mit Flechten ausgeführt, die schon jahrelang im Herbar gelegen hatten, also tot waren.



Im lufttrockenen Zustande auf einer chemischen Analysenwage gewogen, ergaben sie regelmäßig ein um einige cg höheres Gewicht als nach halbstündigem Erhitzen in einem Wärmeschränkchen bis zu 60, wenigstens aber 50°. In der Natur wird innerhalb unserer Breiten diese Gesteinstemperatur selbst bei direkter Bestrahlung in glühendster Mittagshitze wohl nie überschritten, wenn überhaupt erreicht werden; am heißesten Tage des vergangenen Sommers, dem 29. Juli, habe ich 44° als Höchstmaß erhalten. Nachdem die Steine aus dem Wärmeschrank genommen und gewogen worden waren, wurden sie noch 1—2 Stunden lang ins Freie gelegt und von Neuem gewogen. Das hierbei gefundene Gewicht wurde als Normalgewicht auf die Nulllinie des Millimeterpapieres eingetragen. Bei den Wägungen wurden die mg nach oben auf halbe oder ganze cg abgerundet, weil 1 mm des Kurvenpapieres gleich 1 cg gesetzt werden mußte.

Die Wasseraufnahme wurde in der Weise ermöglicht, daß die Steinstücke dem Regen in einer offenen Veranda oder einem Garten, dem Tau nur in letzterm ausgesetzt wurden. Selten, nämlich in Zeiten andauernder Trockenheit, wurden sie künstlich bewässert. Das geschah so, daß aus einem Tropffläschchen reines Wasserleitungswasser auf die Oberfläche des Steinstücks getropft wurde, je nach der Grösse des Steins 4—12 Tropfen, von denen 16 auf 1 ccm gehen. Mit einem weichen Pinsel ist das Wasser über seine Oberseite ausgebreitet und der Überschuß durch momentanes Aufrichten auf die Kante zum Abfließen gebracht worden. Bei den hierauf vorgenommenen Wägungen ergaben anfangs die flechtenfreien Kontrollsteine auffälligerweise eine höhere Gewichtszunahme als die Flechtenkalke. Das änderte sich, als ich auf das Verreiben des in 3—4 kleinen Portionen zugeführten Wassers 5 Minuten verwendete weil dann die Flechtenkalke alles Wasser verschluckten<sup>1</sup>. Trotzdem bietet diese Art der Wasserzuführung keinen Ersatz für die natürliche, die bei heftigen Gewitterregen wenigsten 15 Mi-

<sup>1</sup>) Noch praktischer ist es, die Steinstücke mit der flechtenbewachsenen Seite nach unten in eine flache Entwicklerschale, die eine 2—3 mm hohe Wasserschicht enthält, zu legen und darin 5—10 Minuten liegen zu lassen; dieses Verfahren habe ich vom 2. September an, wenn es nicht regnen wollte, angewandt.

nuten, bei leisem Regen stundenlang gedauert hat. — Um die Wirkung des Taues richtig zu erkennen, ist es unbedingt nötig, die Steine im Garten auszulegen, denn auf dem Holzboden der offenen Veranda erfolgt eine wesentlich geringere Abkühlung des Steins und dementsprechend eine schwächere Ansammlung flüssigen Wassers. Selbstverständlich dürfen die Proben nicht unmittelbar auf den Erdboden gelegt werden, weil sonst Erdteilchen an der feuchten Unterseite haften bleiben und das Wägungsergebnis fälschen würden. Sie wurden in Zigarettenkästchen aus Weißblech an den verschiedenen Örtlichkeiten ausgestellt, in ihnen auch zur Wage hin und wieder zurückgetragen. Zu allen Versuchen wurden feste Gesteinsarten benutzt; abbröckelnde wie Sandstein, Schiefer u. a. eignen sich nicht dazu, weil man mit ihnen keine zuverlässigen Wägungen ausführen kann.

Um die Festigkeit, mit der das aufgenommene Wasser festgehalten wird, zu prüfen, habe ich die Gesteinsstücke der direkten Bestrahlung von früh bis nachmittag 4 Uhr ausgesetzt oder sie den ganzen Tag über davor geschützt. Letzteres wurde dadurch erreicht, daß sie in einem nach Süden gelegenen Zimmer auf dem Wagekasten ausgelegt wurden, meist aber wurden sie in dem bedachten Abschnitt einer nach 2 Seiten offenen, nach Osten gelegenen Veranda untergebracht, gegen Abend manchmal auch in einem Nordzimmer. Der direkten Bestrahlung konnten sie in den ersten Morgenstunden vor dem Südzimmer oder bis 11 Uhr im unbedachten Teil der Veranda, von da bis 2 Uhr im Südzimmer, von 2—4 bzw. 4½ Uhr im Westzimmer ausgesetzt werden. — Die dabei auftretenden Temperaturen sind mit einem wenig empfindlichen Quecksilberthermometer gemessen worden, bei indirekter Bestrahlung bloß die Lufttemperaturen, bei direkter auch die des Gesteins. Dabei wurde das Quecksilbergefaß stets der dunkelsten von den Flechten angedrückt, die jeweilig untersucht wurden.

---

Einer Zusammenstellung der allgemeinen Ergebnisse meiner Untersuchungen und der besonderen Eigenheiten bestimmter Flechtenarten muß eine Betrachtung über die Wege, welche

das Wasser einschlagen kann, wenn es auf flechtenbewachsene Kalke trifft, vorausgeschickt werden.

Theoretisch betrachtet, gibt es für jedes kristallinische Gestein zwei Wege: 1. Die Grenzen zwischen den verkrüppelten Kristallen, die, wie Dünnschliffe lehren, lückenlos aneinander stoßen und ganz unregelmäßig verlaufen, 2. die sogenannten Blätterdurchgänge, welche geradlinig verlaufen und sich in gesetzmäßigen Winkeln schneiden. Ist ein Kalk von einer endolithischen Flechte durchsetzt, so wird das Wasser auch noch längs der Hyphen ins Innere dringen können. Daß dieser letzte Weg bevorzugt wird, zeigte sich bei folgendem Versuch: Ein Dünnschliff durch grobkörnigen, mit *Verrucaria parmigera* Steinr. bewachsenen Kalk wurde nach sorgfältiger Befreiung von allem Kanadabalsam 5 Minuten in 3proz. Tanninlösung, hierauf ebensolange in Eisenchloridlösung von der gleichen Konzentration gelegt, mit Wasser abgespült, getrocknet und in Kanadabalsam eingebettet. Jetzt zeigte sich, daß der ganze Außenrand bis in eine Tiefe von höchstens 90  $\mu$  tief-schwarz gefärbt war, d. h. die Epinekral- und Gonidienschicht haben das Ferritannat überaus reichlich aufgenommen. An den beiden Seitenrändern hatten sich die rhizoidalen Hyphen bis zu 400  $\mu$  Tiefe dunkel gefärbt. Die Kristallränder und die Blätterdurchgänge waren farblos geblieben; sie scheinen demnach für beide benutzte Flüssigkeiten unwegsam zu sein. — Ein anderer Dünnschliff, kurze Zeit in alkoholische Fuchsinlösung gelegt, färbte sich bald fast gleichmäßig rot. Bei 320facher Vergrößerung aber erschienen die Kristallgrenzen als zarte dunkle Linien um die helleren oder farblosen Kerne herum. Für diese Flüssigkeit sind also auch die Kristallgrenzen wegsam gewesen, wenn auch nicht in gleichem Grade wie die Flechtenhyphen. — Daß sie auch für Wasser wegsam sind, dafür spricht eine Beobachtung, die ich an dem grobkörnigen, polierten Marmor eines Grabmals in Altenberg, Erzgebirge, gemacht habe: der Marmor war von *Lecanora dispersa* (Pers.) Flk. befallen; doch bildete die Flechte bloß an der Wetterseite einige rundliche Lager; übrigens hatte sie sich linienförmig, man könnte fast sagen landkartenartig über den Stein ausgebreitet. Dabei war sie genau den Kristallgrenzen gefolgt, nie den Blätterdurchgängen.



## I. Die Aufnahme des Wassers.

Ihren Wasserbedarf decken die untersuchten Flechten teils aus dem flüssigen Wasser des Regens und des Taues, teils aus dem Wasserdampf der Luft. Die letztere Quelle ist die schwächste und tritt nur unter gewissen Bedingungen in Tätigkeit.

### A. Die Aufnahme dampfförmigen Wassers.

Sie konnte an der Gewichtszunahme erkannt werden, die unter folgenden Verhältnissen eintrat:

1. Die Gesteinsproben befanden sich nachtsüber bei bewölktem Himmel an einer freien Stelle des Gartens, dessen Pflanzen am frühen Morgen keine Spur von Tau erkennen ließen. Als Gewichtszunahme wurde gefunden bei

*Verrucaria calciseda*: 2,5 cg. Temperaturabfall gegen den Abend zuvor 30° zu 17°.

Kontrollkalk:	0 cg		
<i>Ionaspis Prevostii</i> :	3 „	Temperaturabfall 20° zu 14°	
<i>Aspicilia silvatica</i> :	1 „	„	23° „ 16°
<i>Aspicilia laevata</i> :	0,5 „		
<i>Lecanora badia</i> (Tirol):	15 „	„	27° „ 21,5°
<i>Lecanora badia</i> (Erzgeb.):	10 „		

2. Der Flechtenkalk und das Kontrollgestein waren nachtsüber bei klarem Himmel unter dichtem Gebüsch im Garten aufgestellt worden; alle Blätter waren vom Tau naß.

*Verrucaria calciseda*: 4 cg. Temperaturabfall 18,5° zu 13,5°.

Kontrollkalk: — 0,5 g (Gewichtsverlust!).

3. Die Gesteinsproben waren nachtsüber bei klarem Himmel auf der Holzdielen der offenen Veranda oder auf einem Tisch in der bedachten Veranda untergebracht.

a) Auf der unbedachten Veranda:

*Amphoridium Hochst.*: 6,7 cg

*Verrucaria marmorea*: 1,0 „ Temperaturabfall 21° zu 12°

Kontrollkalk: 0 „

*Lecanora badia* (Tirol): 8,8 bis 14 cg

*Amphoridium Hochst.*: 4,5 „ 8,3 „ 18,5° „ 12°

*Verrucaria calciseda*: 1,0 „ 4,0 „ 23° „ 15°

b) Auf der bedachten Veranda:

Lecanora badia (Tirol): 9 cg }  
 Lecanora badia (Erzgeb.): 7 „ } Temperaturabfall  $31,5^{\circ}$  zu  $22^{\circ}$

4. In den Abendstunden wärmerer Tage, wenn die Flechten nach direkter Bestrahlung im Süd- oder Westzimmer noch einige Stunden im Nordzimmer oder in der bedachten Veranda gelegen hatten:

a) Lecanora badia (Tirol): 7,5 cg }  
 Lecanora badia (Erzgeb.): 10,0 „ } Temptrabfl.  $29,5^{\circ}$  zu  $27,5^{\circ}$

b) Lecanora badia (Tirol): 3 cg }  
 Lecanora badia (Erzgeb.): 0 „ } Temperaturabfall  $24^{\circ}$  zu  $20,5^{\circ}$

5. In den Abendstunden, wenn die Flechten nur in den ersten Morgenstunden direkter Bestrahlung ausgesetzt gewesen sind und von da an immer in der bedachten Veranda gelegen hatten: Verrucaria calciseda: 0,5 cg. Temperaturabfall  $25^{\circ}$  zu  $23,5^{\circ}$ . Kontrollkalk: 0,0 „

6. In den Abendstunden, aber ohne vorausgegangene direkte Bestrahlung bei dauerndem Aufenthalte in der bedachten Veranda. Verrucaria calciseda: 0,5 cg. Temperaturabfall  $22,5^{\circ}$  zu  $20^{\circ}$ . Kontrollkalk: — 0,5 „

Aus den angeführten und anderen, den Protokollen zu entnehmenden Beispielen ist ersichtlich:

1. Daß das Aufnahmevermögen für Wasserdampf bei den einzelnen Flechtenspezies sehr verschieden ist. Unter den Kalkflechten steht *Amphoridium Hochstetteri* voran, *Verrucaria marmorea* am Ende der Reihe. Von den Kieselflechten übertrifft *Lecanora badia* (Tirol) alle anderen, auch die Kalkflechten; am weitesten zurück stehen die ihr nahe verwandten *Aspicilia silvatica* und *Asp. laevata*, f. *albicans*. Daß auch individuelle, vielleicht standörtliche Unterschiede bestehen, zeigt die erzgebirgische *Lecanora badia* verglichen mit der Tiroler.

2. Die Aufnahme von Wasserdampf erfolgt um so reichlicher, je größer der Temperaturabfall ist. Deshalb übertrifft der nächtlicherweile erfolgte Gewichtszuwachs die im Laufe der Nachmittagsstunden aufgenommene Wassermenge meist beträchtlich. Das ist auch der Grund, weshalb dieselbe Flechte mehr Wasserdampf aufnimmt, wenn sie bei bewölktem Himmel nachtsüber im Garten auf dem kühlen Erdboden ausgestellt

wird, als auf der Holzdiele der offenen Veranda oder auf dem Tisch der bedachten Veranda —, auch der Grund dafür, daß sie, unter der bedachten Veranda aufgestellt, in klaren Nächten mehr Wasserdampf verschluckt als in trüben.

3. Je mehr Wasser die Flechte schon abgegeben hat, sei es infolge andauernder direkter Bestrahlung, sei es durch künstliche Erwärmung im Wärmeschränkchen, desto größer ist das Bestreben, den erlittenen Verlust durch Aufnahme von Wasserdampf zu ersetzen. So nimmt *Lecanora badia* (Tirol) 1,5 cg, *L. badia* (Erzgeb.) 7 cg dampfförmiges Wasser in 3 Vormittagsstunden beim Liegen in der bedachten Veranda auf, nachdem sie im Wärmeschränk auf 51° erwärmt worden war. — Daß die gleichen Flechten den oben unter 4a angeführten hohen Gewichtszuwachs trotz des geringen Temperaturabfalls (2°) erreichen konnten, ist nur daraus erklärlich, daß ihre Kurven infolge direkter Bestrahlung mit 44° Gesteinstemperatur weit unter die Nulllinie herabgesunken waren.

4. Daß die nächtlicherweile aufgenommene Menge Wasserdampf (wenigstens unter der bedachten Veranda) geringer ist, als die während der Tagesstunden abgegebene Wassermenge, das zeigte u. a. *Amphoridium Hochstetteri*, welches in den drei klaren Nächten vom 18. zum 21. August 6,7, 7,5 und 6,5 cg Wasserdampf verschluckt hatte, trotzdem am Morgen des 21. August 6,2 cg weniger wog als am Morgen des 18. August. Unter natürlicheren Bedingungen, z. B. wenn die Flechte im Garten ausgelegt worden wäre, würde das Ergebnis wahrscheinlich anders geworden sein.

#### B. Die Aufnahme von Tau.

Sie ist je nach der Stärke der Tauabscheidung verschieden. Von dieser habe ich zwei Grade unterschieden: starken und schwachen Tau. Jener ist daran erkennbar, daß sich die Blätter aller Gartenpflanzen naß anfühlen und daß ihre Oberfläche mehr oder weniger glänzt; bei schwachem Tau zeigten nur Sellerie, Grünkohl und einige andere beide Eigenschaften, Tomaten- und besonders Topinamburblätter nicht. Bei bewölktem Himmel endlich waren alle Blätter matt und trocken.



Von den Versuchssteinen war der Kontrollkalk bei starkem Tau von einem deutlich sichtbaren, dichten Wasserüberzug stark glänzend; bei schwachem Tau war der Glanz geringer, bei bewölktem Himmel fehlte er ganz, auch fühlte sich der Stein trocken an. *Verrucaria marmorea* glänzte bei stärkerem Taufall, *Verrucaria calciseda* nur bei stärkstem, *Amphoridium Hochstetteri*, *Gyalecta cupularis* und *Jonaspis Prevostii* zeigten auch bei stärkstem Tau keine Spur von Glanz und fühlten sich ganz trocken an. Sie verschlucken demnach den Tau gänzlich, *Verrucaria marmorea* kann nur kleine Mengen in sich aufnehmen, der Kontrollkalk gar nichts oder verschwindend wenig.

Die Gewichtszunahme betrug bei starkem Tau für *Verr. calciseda* durchschnittlich 25 cg, für *Amphoridium Hochstetteri* 30, für *Jonaspis Prevostii* bis 59 cg, für *Gyalecta cupularis* bis 21 cg. Für die gleichzeitig mit *Amphoridium Hochstetteri* untersuchte *Ver. marmorea* wurde im Mittel 10 cg, für den Kontrollkalk 12 cg Zuwachs gefunden. Die gleichzeitig mit *Verr. calciseda* untersuchte epilithische Kalkflechte *Aspicilia farinosa* ist durchschnittlich um 4,2, ihr Kontrollkalk um 1,3 cg schwerer geworden. Multipliziert man diese Größen mit 3, weil die mit *Verr. calciseda* bewachsene Kalkprobe 3 mal schwerer war als die mit *Asp. farinosa* überzogene, so ergibt sich für letztere Flechte ein durchschnittlicher Gewichtszuwachs von 12,6 cg, das ist genau die Hälfte von dem der endolithischen Kalkflechte, aber etwas mehr als bei *Verr. marmorea*.

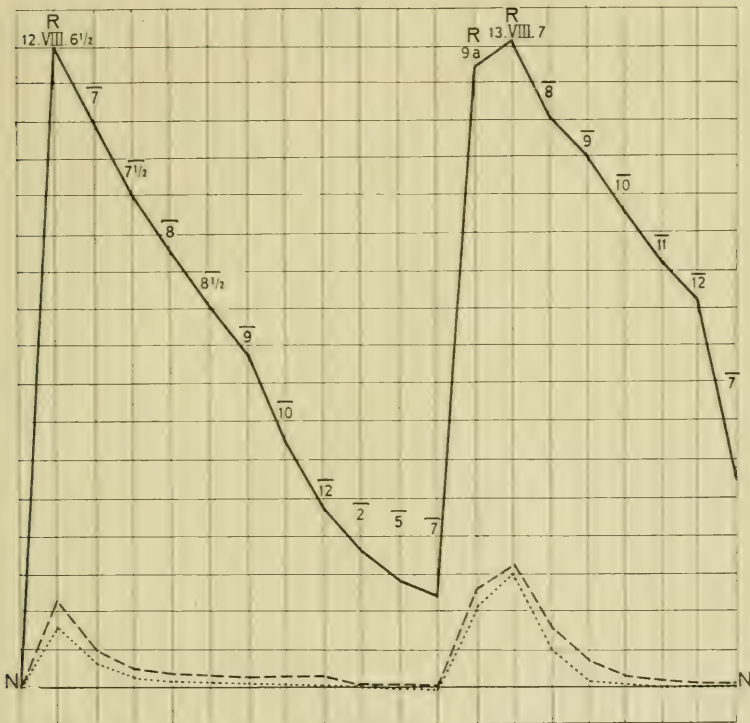
Die untersuchten Kieselflechten stehen an Aufnahmefähigkeit für Tau hinter den Kalkflechten kaum zurück. Denn für *Lecanora badia* (Tirol) beträgt die durchschnittliche Gewichtszunahme 24 cg, die höchste 49 cg, für die gleiche Flechte aus dem Erzgebirge 20 cg, für *Lecidea fuscocinerea* 19 cg, für *Lecidea albocaerulescens*, f. *alpina* 17 cg, für *Aspicilia laevata* 6,3 cg und für *Asp. silvatica* sogar nur 4,9 cg. Glanz zeigt ihr Lager auch beim stärksten Tau nie, folglich müssen sie das aufgenommene Wasser ganz verschluckt haben. Bei schwacher Tauabscheidung beträgt die Gewichtszunahme etwa  $\frac{1}{3}$  bis zur Hälfte von den obigen Zahlen.

### C. Die Aufnahme von Regen.

Die Gewichtszunahme muß unmittelbar nach Beendigung eines Regenfalles, oder wenn er tagelang anhält, inmitten seines Verlaufs geschehen. Denn nach Schluß des Regens beginnt sofort die Abgabe des aufgenommenen Wassers, so daß man ein zu niedriges Ergebnis bekommt, wenn man z. B. nach einem in der ersten Hälfte der Nacht niedergegangenen Regen erst am folgenden Morgen die Wägung vornimmt. Bei *Verrucaria calciseda* wurde nach einem unmittelbar vor der Wägung erfolgten Frühregen 49 cg, nach einem viertelstündigen Platzregen im Laufe eines Vormittags 44 cg, nach einem zweistündigen, leisen Regen 50 cm Gewichtszuwachs festgestellt. Die am Morgen des 3. und 6. Juni gefundenen Zuwachszahlen von 26 und 34,5 cg sind sicher aus der verspäteten Wägung zu erklären. Die Gewichtszunahme des zugehörigen Kontrollkalks betrug in den 3 ersten Fällen 14, 18 und 23 cg, in den beiden letzten 11 und 5,5 cg, die der epilithischen *Aspicilia farinosa* 8,2, 8, 7,5, 8 und 2 cg. Werden die 5 letzten Größen aus dem oben angeführten Grunde verdreifacht, so ergibt sich, daß die Aufnahmefähigkeit der epilithischen Flechte etwa halb so groß ist, wie die der endolithischen.

Ganz bedeutend ist die Aufnahmefähigkeit des auf Nagelfluhe sitzenden *Amphoridium Hochstetteri*. Nach einem ununterbrochenen nächtlichen Regen war es am 12. August früh um 170 cg schwerer geworden. Als es am Abend desselben Tages das aufgenommene Wasser zu  $\frac{7}{8}$  verloren hatte, setzte neuer Regen ein, von dem es in 2 Stunden 140 g aufnahm so daß seine Kurve von 23 auf 163 mm anstieg. Auch in der Nacht zum 13. August und am darauffolgenden Tage hat es unaufhörlich leise geregnet; die Flechte ist dem aber nur bis 7 Uhr früh ausgesetzt worden. In diesen 10 Nachtstunden hat sie bloß noch 7,5 cg Wasser aufgenommen und hat damit den Stand von vorangegangenen Morgen kaum überschritten. Man darf sie wohl als die größte aufnehmbare Regenmenge ansehen. Sie übertrifft die größte aufgenommene Tau- menge um wenigstens das Fünffache, während sich bei *Gyallecta cupularis* diese beiden Größen wie 5 : 1 verhalten können, bei *Jonaspis Prevostii*, *Verrucaria calciseda* u. a. Kalk-

flechten aber sich meist wie 2:1 verhalten. Am weitesten zurück steht wiederum *Verr. marmorea*; bei gleichzeitiger Untersuchung mit *Amphoridium Hochstetteri* zeigte sich, daß sie in der ersten Regennacht ungefähr  $\frac{1}{8}$ , in der zweiten  $\frac{1}{5}$  von der Wassermenge des Amph. Hochst. verschluckt hatte und daß sich seine Kurve immer nur wenige mm über der des Kontrollkalks halten konnte.





141 mm. Ihre höchsten Aufnahmewerte für Regen und Tau verhalten sich wie 191,5:25,5; nach andauerndem, leisen Regen hat die Flechte 7, nach kurzem Gewitterregen 5 mal mehr Wasser aufgenommen als nach dem stärksten Taufall dieser ersten Versuchsreihe.

Nicht viel hinter ihr steht die Rügenschle Lecidea fuscocinerea zurück; denn in den 5 Nachmittagsstunden des 7. Juli hat sie 105 cg Wasser aufgenommen und in den 12 folgenden Nachtstunden bei anhaltendem Regen noch 24 cg dazu. Damit wird die höchste durch Tau bewirkte Wasseraufnahme von 23 cg um mehr als das Vierfache überstiegen, um mehr als das Fünffache, wenn man die nächtlicherweile dazugekommene Wassermenge mit berücksichtigt. Lecidea albo-caerulescens hatte unter gleichen Bedingungen bloß 69 cg aufgenommen; wenn man aber berücksichtigt, daß ihre Flächenausbreitung noch nicht die Hälfte von der der Vergleichsflechte betragen hat, wird man ihr mit Recht das gleiche Aufnahmevermögen für Regen zuschreiben dürfen. Diese Werte werden von Aspicilia laevata, f. albicans und Asp. silvatica mit 55 bzw. 40 cg und mit 49 bzw. 36 cg am 28. August nahezu erreicht, wenn man sie auf die größere Fläche der Lecidea fuscocinerea umrechnet.

Hiernach hat es den Anschein, als ob die Aufnahmefähigkeit für Regen bei den epilithischen Kieselflechten wesentlich größer sei als die endolithischer Kalkflechten. Eine sichere Entscheidung dieser Frage ist jedoch nur möglich, wenn man beiderlei Flechten zu gleicher Zeit untersucht, d. h. sie ganz gleichen Bedingungen aussetzt. Zu diesem Zwecke habe ich die aufnahmefähigste Kiesel- und Kalkflechte, sowie eine Kalkflechte von mittlerer Aufnahmevermögen zwischen dem 23. und 29. August geprüft (Taf. 4). Dabei hat sich unzweifelhaft herausgestellt, daß das Aufnahmevermögen für Regen bei Amphoridium Hochstetteri  $\frac{3}{4}$ , für Verrucaria calciseda nicht mehr als  $\frac{1}{3}$  von dem der Tiroler Lecanora badia beträgt. Bei künstlicher Bewässerung wurden geringere Gewichtsunterschiede gefunden; denn die Gewichtszunahmen verhielten sich wie 67:64:36. Dagegen waren sie für Tau größer und für dampfförmiges Wasser am größten;

für ersteren verhielten sie sich ungefähr wie  $1:1/2-2/3:1/3$  für Wasserdampf wie  $1:1/2:1/8-1/3$ . In den Abendstunden des 23. August bewegt sich die Kurve der Kieselflechte deutlich aufwärts, die der beiden Kalkflechten verbleiben auf ihrem Niveau, und noch auffallender ist das in der Nacht vom 28. zum 29. August mit bewölktem Himmel und unter bedachter Veranda.

Außer den spezifischen Unterschieden in der Aufnahmefähigkeit für Regen ergeben die angeführten Beispiele, die Kurventafeln und die zugehörigen Protokolle zwei wichtige Tatsachen:

1. Daß ein kurzer, heftiger Regen die Durchfeuchtung der beiderlei Flechten weniger vollständig bewirkt als ein stundenlanger, leiser.

2. Wenn die Flechten nach mehrstündigem Regen eine gewisse Wassermenge aufgenommen haben, so vermehrt sich ihr Gewicht auch bei andauerndem Regen nicht mehr wesentlich, wenigstens nicht im Verhältnis zur Länge der Zeit. Der am Schluß eines solchen beobachtete Gewichtszuwachs kann als die größte aufnehmbare Wassermenge angesehen werden. Das gilt für die Kalkflechten ebenso wie für die Kieselflechten, für die aufnahmefähigsten nicht minder wie für solche mit geringem Aufnahmevermögen.

So hat *Amphoridium* Hochst. in 2 Stunden 140 cg, in den darauffolgenden 10 Stunden noch 7,5 cg aufgenommen, *Verrucaria marmorea* aber 26 und 6 cg. Das macht auf 1 Stunde bei der ersten 70:0,75 cg, bei der zweiten Art 13:0,6 cg.

*Lecidea fuscocinerea* hat in 5 Nachmittagsstunden 104, darauf in 12 Nachtstunden 24 cg aufgenommen; gleichzeitig betrugen für *Lecidea albocaerulescens*, f. *alpina* die beiden Größen 50 und 19 cg. Auf 1 Stunde berechnet ergibt das die Verhältniszahlen 21:2 und 10:1,6.

#### D. Die Abgabe des aufgenommenen Wassers.

Sie kann sehr schnell erfolgen; so hat *Verrucaria calciseda* am 31. Oktober 20 cg bei künstlicher Bewässerung aufgenommenen Wassers bereits nach  $1/2$  Stunde, am 8. Juni

65 cg in  $1\frac{1}{2}$  Stunde verloren. Dagegen hat sie am 9. Juni 50 cg Regenwasser in 7 Stunden nur zu  $\frac{4}{5}$  abgegeben, den Rest erst im Wärmeschränkchen bei  $60^{\circ}$ . Ein andermal hat die Flechte nächtlicherweile 2,5 cg Wasser verschluckt, davon in 3 Stunden 1 cg verloren, in den darauffolgenden 9 Stunden an Wasserdampf 1 cg aufgenommen, so daß sie abends 7 Uhr auf demselben Wassergehalt angekommen war, den sie am Morgen besessen hatte. Das ist jedoch Ausnahme, Wasseraufnahme und -abgabe erfolgen ziemlich regelmäßig und deshalb verlaufen die Kurven, wie die von *Verrucaria calciseda* und *Aspicilia farinosa* in einem beständigen Auf und Ab fast wie die Zähne einer Schrotsäge. Mannigfaltiger und lehrreicher gestalten sie sich dagegen, wenn die Gewichtsverluste in kleineren, etwa  $\frac{1}{2}$  stündigen Zeitabständen geprüft werden. Dann läßt sich die Abhängigkeit der Wasserabgabe von der Witterung, ob es sonnig, trübe oder regnerisch ist, von der jeweiligen Luft- und Gesteinstemperatur, von der Besonnung oder Beschattung deutlicher erkennen. Daraus ergibt sich im Allgemeinen folgendes:

1. Am schnellsten erfolgt die Verdunstung des aufgenommenen Wassers, wenn die Flechten bei sonnigem Wetter von Anfang an direkter Bestrahlung ausgesetzt werden: *Verr. calciseda* hat 32 cg Wasser in  $2\frac{1}{2}$  Stunden, davon  $1\frac{1}{2}$  Stunde unter direkter Bestrahlung, verloren (10. August). Am Tage vorher waren bloß 18 cg Tau verschluckt worden. Bei sonnigem Wetter, aber im Schatten der bedachten Veranda, brauchten sie fast 6 Stunden zur Verdunstung, obgleich die Lufttemperatur in den ersten Morgenstunden einige Grade höher war als am nächsten Tage. Dafür ist die Gesteinstemperatur am 10. August um  $7-12^{\circ}$  erhöht worden. Verhältnis auf halbe Stunden reduziert = 4:1.

*Amphoridium Hochstetteri* hatte am 17. August (Taf. 1a) bei künstlicher Bewässerung 57,5 cg Wasser aufgenommen und war damit 75 mm über die Nulllinie gestiegen. Nach  $1\frac{1}{2}$  Stunden hat es bei direkter Bestrahlung bereits 59 cg abgegeben. In den 6 nächsten Stunden, von denen aber die 4 Nachmittagsstunden wegen wechselnder Bewölkung keine gleichmäßige Bestrahlung erlaubten, ist auch der Wasservorrat von den voran-



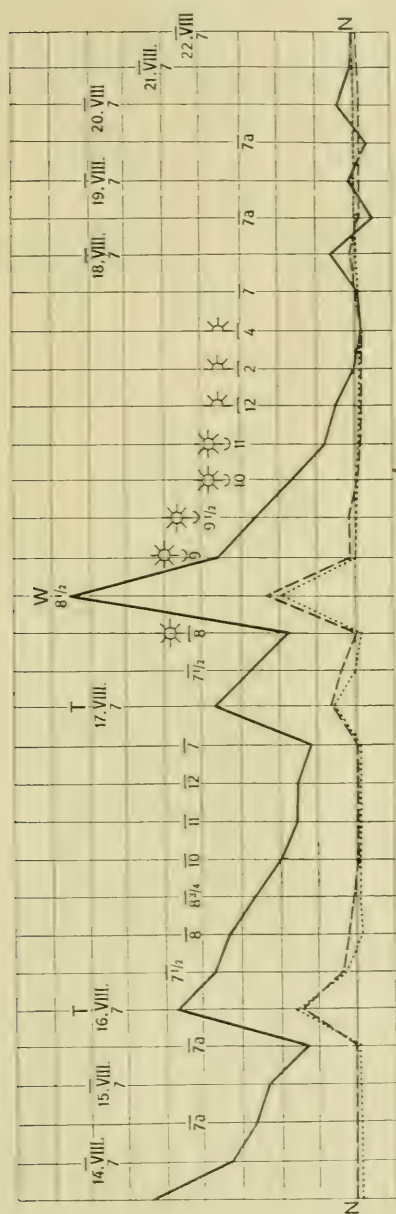


Abb. 1 a. *Amphoridium Hochstetteri*, *Verrucaria marmorea*, Kontrollkalk.

gegangen Regentagen abgegeben worden und die Kurve  $1\frac{1}{2}$  mm unter die Nulllinie gesunken. Dagegen sind am

16. August 35 g Tau erst im Verlauf von 12 Tagesstunden vollständig verschwunden und zwar bei sonnigem Wetter, aber im Schatten der bedachten Veranda, wo Luft- und Gesteins-temperatur nicht über  $18^{\circ}$  gestiegen waren. Die Kurve stand am Abend dieses Tages noch 12 mm über der Nullinie. — Auf halbe Stunden berechnet, verhält sich die Wasserabgabe bei direkter Bestrahlung und Beschattung = 40:3.

*Lecanora badia* hatte am 23. August (Taf. 4) 37 cg Tau aufgenommen und diese bei sonnigem Wetter im Schatten der bedachten Veranda binnen 4 Stunden eingebüßt, am folgenden Tage jedoch 43 cg bei direkter Bestrahlung bereits in 2 Stunden. Von 56 cg Regen, in der Nacht zum 26. August aufgenommen, hat die Flechte in den ersten beiden Morgenstunden 35 cg verloren. Bei direkter Bestrahlung jedoch am 28. August betrug der Verlust in der gleichen Zeit 60,5 cg. — Die Verluste bei direkter Bestrahlung und Beschattung während sonnigen Wetters verhalten sich bei dieser Flechte demnach ungefähr = 2:1.

2. Am langsamsten erfolgt die Verdunstung bei kühlem und regnerischen Wetter: *Amphoridium Hochstetteri* (Taf. 1a) hatte bei ununterbrochenem nächtlichen Regen 170,5 cg Wasser aufgenommen und davon bei fortgesetztem, leisen Regen in den folgenden 12 Tagesstunden 117 cg, in den nächsten 24 Stunden noch 26,5 cg, zusammen also 143,5 cg abgegeben, das macht auf die Stunde 4 cg. Höchsttemperatur am ersten Tag  $15^{\circ}$ , am zweiten  $14^{\circ}$ . — Am Tage vorher (12. August) hatte dieselbe Flechte nach starkem Frühregen 170 cg Wasser verschluckt und davon im Verlaufe der folgenden 12 Tagesstunden 147 cg eingebüßt. Sie lag bei bewölktem Himmel im Südzimmer, in dem die Temperatur bis auf  $26^{\circ}$  gestiegen ist. Auf die Stunde kommt also ungefähr ein Verlust von 12 cg, das ist 3 mal mehr als bei kühlem, regnerischen Wetter oder bei niedriger Temperatur und hoher relativer Luftfeuchtigkeit.

3. Die Gewichtsabnahme ist unter gleichen Bedingungen um so größer, je höher der Wassergehalt der Flechte ist. Deshalb wird a) der Gewichtsverlust von Stunde zu Stunde kleiner, was in den Kurven darin zum Ausdruck kommt, daß sie erst steil abfallen, dann immer flacher

verlaufen. Zur Erläuterung dessen mögen folgende Beispiele dienen: Nachdem *Amphoridium Hochstetteri* in der Nacht vom 12. zum 13. August 170 cg Regenwasser aufgenommen hatte, büßte es bei trübem, aber nicht regnerischem Wetter in der ersten halben Stunde 19 cg, in der zweiten 20,5, in der dritten 18, in der vierten 16 cg usw., in den beiden letzten Abendstunden 5 cg, also in der halben Stunde 1,25 cg ein. An dem nächsten regnerischen und wesentlich kühleren Tage betrug bei demselben anfänglichen Wassergehalt der größte halbstündige Verlust 9,75 cg. Auch im Verlauf der nächsten Vormittagsstunden betrugen die halbstündigen Verluste ungefähr die Hälfte von denen des vorangegangenen Tages. In den 7 Nachmittagsstunden gingen in der halben Stunde durchschnittlich 3,45 cg verloren gegen 5,67 cg am vorherigen Tage. In den 12 Nachtstunden vom 13. zum 14. August war der halbstündige Verlust auf 0,836 cg, in den 12 nächsten Tagstunden auf 0,025 cg und in den 12 Nachtstunden vom 14. zum 15. August sogar auf 0,015 cg herabgesunken (Taf. 1a).

In einer anderen Versuchsreihe (Taf. 4) beginnt bei *Lecanora badia* (Tirol) der Gewichtsverlust mit 18 cg und schließt nachmittags 2 Uhr mit 0,25 cg; gleichzeitig sanken bei *Amphoridium Hochstetteri* die halbstündigen Gewichtsverluste von 7,3 auf 1,25 cg, bei *Verrucaria calciseda* von 9,8 auf 0,3 cg. Während der ganzen Zeit waren die Flechten bei sonnigem Wetter in der bedachten Veranda untergebracht.

Unter ähnlichen äußeren Bedingungen wurde bei *Gyalecta cupularis* (Taf. 2) der höchste Gewichtsverlust am frühen Morgen zu 13 cg, der niedrigste in der letzten Abendstunde zu 0,003 gefunden, während für *Jonaspis Prevostii* diese beiden Werte 11,5 und 1 cg betrugen. — Nach gleich hoher Wasseraufnahme, aber bei direkter Bestrahlung, waren die Grenzwerte für *Gyalecta cupularis* 27 und 0,25 cg, für *Jonaspis Prevostii* 24 und 0,25 cg; bei beiden war die Wasserabgabe bereits um 10 Uhr vormittags beendet, bis auf ganz spärliche Reste, die erst der Mittagshitze wichen.

b) Nach starken Regenfällen erfolgt die Wasserabgabe unter gleichen Bedingungen viel stärker als nach den stärksten Tauabsonderungen. So hat *Lecanora*



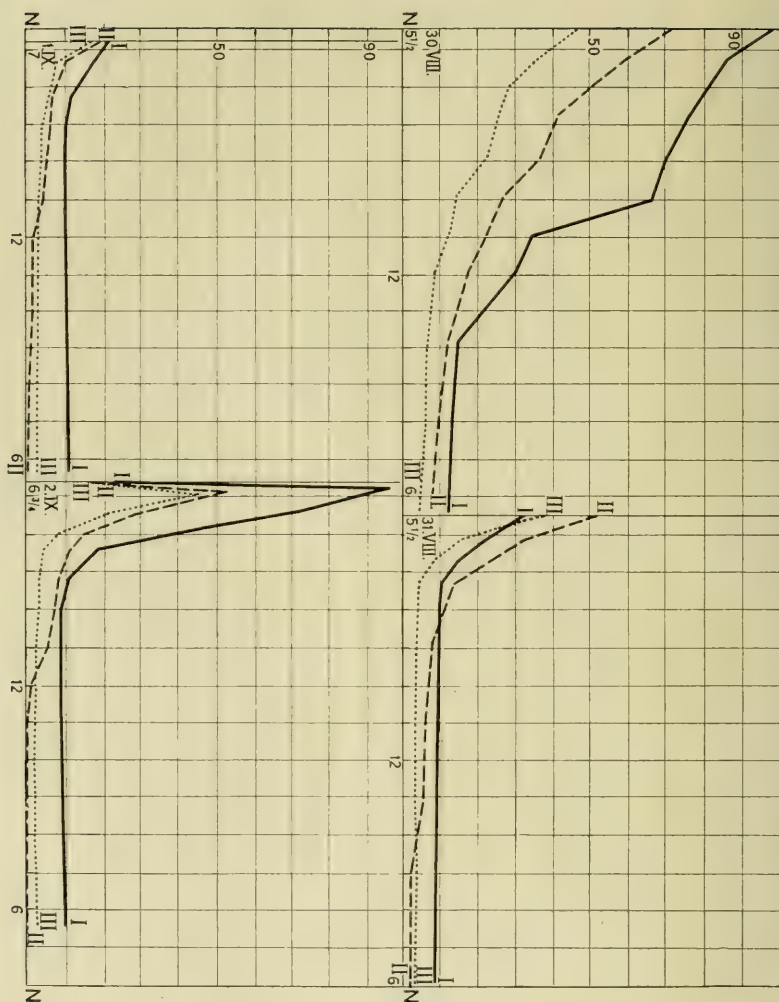


Abb. 2. I. *Gyalecta cupularis*. II. *Jonaspis Prevostii*. III. *Verrucaria calciseda*.

30. VIII. 5½. Wasseraufnahme bei kurzem, heftigen Regen. Verdunstung bei trübem Wetter; sonnig zwischen 1 und 3 Uhr nachmittags.

31. VIII. 5½. Starker Tau. Verdunstung bei direkter Bestrahlung.

1. IX. 7. Starker Tau. Verdunstung bei sonnigem Wetter, aber vor direkter Bestrahlung geschützt.

2. IX. 6¾. Starker Tau. 7 Uhr: nach 5 Minuten langem Liegen in Wasser. Verdunstung bei direkter Bestrahlung.

badia (Tirol) von den 197 cg aufgenommenen Regenwassers während der ersten halben Stunde im Schatten der bedachten Veranda 78 cg verloren, am 1. August aber von 26 cg Tau bei direkter Bestrahlung 17 cg. Die aufgenommenen Wassermengen verhalten sich rund wie 15:2, die abgegebenen wie 9:2. — *Gyalecta cupularis* hat von 98 cg Regenwasser um 12 Uhr (in 6½ Stunden) 77 verloren, 2 Tage später von 22,8 cg Wasser, darunter 11 cg neu aufgenommen bei schwachem Taufall, 9,8 cg eingebüßt. Die aufgenommenen Wassermengen verhalten sich = 9:1, die verdunsteten wie 8:1. — Berechnet man den Wasserverlust in bezug auf die Wasseraufnahme und setzt diese = 100, so ergibt sich für

<i>Lecanora badia</i>	bei Regen	44,7%	bei Tau	65,4%	Verlust
<i>Gyalecta cupularis</i>	„ „	78,5%	„ „	89,0%	„

Das ist die Umkehrung des obigen Satzes von den absoluten Gewichtsverlusten bei allen untersuchten Krustenflechten nach Regen und Tau, und diese Umkehrung scheint allgemeine Bedeutung zu haben. Sie läßt sich in dem Satze ausdrücken: Der in Hundertteilen ausgedrückte relative Gewichtsverlust ist bei den Krustenflechten nach Tau größer als nach Regen. Jener beträgt oft das Zweifache, zuweilen fast das Dreifache von diesem, wie an einigen Beispielen erläutert werden soll. Es wurden berechnet für *Jonaspis Prevostii* 38% und 47%, für *Gyalecta cupularis* 33% und 55,7%, für *Lecidea fuscocinerea* 40 und 86,7% für *Lecidea albocaerulescens*, f. *alpina* 23,3 und 58%, für *Aspicilia silvatica* 72,5% und 128,57%. Diesem enormen Gewichtsverlust, bei dem nicht nur das nach starkem Tau am 1. August aufgenommene Wasser, sondern auch noch ein Teil des Reservevorrats bei direkter Bestrahlung in der ersten Morgenstunde verdunstet worden ist, steht als einzige Ausnahme von dem zuletzt aufgestellten Satze der bei *Verrucaria calciseda* am 6. und 7. August beobachtete Fall gegenüber, daß der Verlust nach Regen 87,5%, nach Tau 70% der aufgenommenen Wassermenge betragen hat.

#### Die Überschreitung der Nulllinie.

Nicht selten kommt es vor, daß bei der Verdunstung des aufgenommenen Wassers die Nulllinie nach unten überschritten

wird, daß die Flechte zuletzt mehr Feuchtigkeit abgibt, als ihr durch Tau, Regen oder auf künstlichem Wege zugeführt worden war. Dieser übermäßige Verlust kann bei *Verrucaria calciseda* 5 cg, bei *Lecanora badia*, Tirol, 16 cg, bei der erzgebirgischen *Lec. badia* 13 cg erreichen und wird einem Vorrat entnommen, von dem man nicht weiß, ob er Bestandteil des Steines oder der ihn bewohnenden Flechte ist. Zur Beantwortung dieser Frage habe ich den vielgeprüften Kontrollkalk (Versuchsreihen 1 und 3) am 10. September zugleich mit dem von *Verrucaria calciseda* bewachsenen Kalkstück lufttrocken gewogen und darauf  $\frac{3}{4}$  Stunde lang bis auf  $65^{\circ}$  erwärmt, wobei jener 1 cg, dieser 2 cg an Gewicht verloren hat. Gleich nach der Wägung sind beide Stücke noch einmal in den Wärmeschrank gekommen und  $\frac{1}{4}$  Stunde lang bis auf  $60^{\circ}$  erwärmt worden. Dabei verlor der Kontrollkalk 1 cg, der Flechtenkalk wieder 2 cg. Bei einer dritten Erwärmung stieg die Temperatur in  $\frac{1}{2}$  Stunde bis auf  $74^{\circ}$ , trotzdem behielt der Kontrollkalk sein Gewicht und der Flechtenkalk ist noch um 1 cg leichter geworden. Sein Gesamtverlust beträgt also 5 cg gegen 1,5 cg beim flechtenfreien Kalk. Beim darauffolgenden Auslegen im Nordzimmer hat der Flechtenkalk innerhalb zweier Stunden 4 cg, in zwei weiteren Stunden noch 1 cg Wasser aufgenommen und hat damit sein altes Gewicht wieder erreicht, während der Kontrollkalk bloß um 1 cg schwerer geworden war. — Als am 14. September der Vergleichskalk noch einmal erhitzt werden sollte, zeigte er nach viertägigem Liegen im Südzimmer nur ein Trockengewicht von 71,27 g (gegen 71,28 g am 10. September), verlor davon bei  $\frac{3}{4}$  stündigem Erwärmen bis  $60^{\circ}$  nur 0,5 cg und blieb hierbei, als er noch  $1\frac{1}{2}$  Stunde, zuletzt bis auf  $70^{\circ}$ , erwärmt worden ist. Das Endgewicht betrug also wie bei dem 4 Tage früher ausgeführten Versuch 71,265 cg. Beim nachherigen Auslegen auf die überdachte Veranda hat er bei regnerischem Wetter in 1 Stunde 1 cg Wasserdampf verschluckt und ist dadurch um 0,5 cg schwerer geworden, als er vor Beginn der ersten Erwärmung gewesen war. Aus alledem geht hervor: 1. flechtenfreie Kalke enthalten im lufttrockenen Zustande kleine Wassermengen, die erst bei längerer Erwärmung auf  $60$ — $74^{\circ}$  entweichen. 2. Der lufttrockene



Zustand flechtenfreien Kalkes kann um geringe Beträge schwanken. 3. Je niedriger er gefunden wird, desto geringer ist der Verlust beim Erwärmen auf 60—70°. 4. Der entwässerte Kalk zieht in kurzer Zeit soviel Feuchtigkeit aus der Luft an, daß der alte Zustand wieder hergestellt ist. 5. Der Wasservorrat der mit *Verr. calciseda* bewachsenen Flechte ist 3—5 mal größer als der des Vergleichskalkes. 6. Dieses Mehr ist wohl am einfachsten aus der Annahme zu erklären, daß es von der dem Kalk innewohnenden organischen Substanz mechanisch festgehalten wird. 7. Die Nullinie veranschaulicht das Gewicht eines flechtenfreien oder flechtenbewachsenen Steines im lufttrockenen Zustande, muß aber für jede Versuchsreihe neu festgestellt werden.

Von *Verrucaria calciseda* ist die Nullinie in der ersten Versuchsreihe am 4., 5. und 8. Juni überschritten worden, d. h. bei Gesteinstemperaturen von 41,5°, 40° und 38°, bei Lufttemperaturen von 27,5° und 23,5°. In der zweiten Versuchsreihe unterbleibt die Überschreitung selbst an den beiden Tagen mit direkter Bestrahlung, weil die Gesteinstemperatur nur vorübergehend auf 34°, am zweiten auf 36° gestiegen war. In der dritten Versuchsreihe (Taf. 2) bleibt die Kurve immer 3, wenigstens aber 2 mm über der Nullinie. In jenem Falle stieg die Gesteinstemperatur bis 26°, in diesem bis 33°; an beiden Tagen war reichliche Wasserzufuhr vorausgegangen. Für diese endolithische Kalkflechte läßt sich also der Satz aussprechen, daß ihre Kurve die Nullinie nur überschreitet, wenn sie längere Zeit einer Gesteinstemperatur von wenigstens 35° ausgesetzt wird. Eine Ausnahme hiervon kann bloß stattfinden, wenn die nächtliche Wasseraufnahme sehr dürftig gewesen ist (7. Juni). Beide Sätze haben auch für die epilithische Flechte *Aspicilia farinosa* Gültigkeit, wie ein Blick auf ihre Kurve lehrt: sie bewegt sich in der Zeit vom 31. Mai bis 4. Juni unausgesetzt über der Nullinie, tritt jedoch in den darauf folgenden Tagen mit ihren hohen Luft- und Gesteinstemperaturen in den Mittags- oder späten Vormittagsstunden unter sie herab, am 7. Juni bis zu 2,3 mm, weil eine sehr geringe nächtliche Bewässerung vorausgegangen war.

Die Neigung, die Nulllinie zu überschreiten, ist bei *Amphoridium Hochstetteri* und *Jonaspis Prevostii* wesentlich größer als bei *Verr. calciseda*, was für diese unmittelbar beobachtet, für jene erschlossen worden ist: In der Zeit vom 30. August bis 5. September (Taf. 2), während der *Jon. Prevostii* und *Verr. calciseda* gleichzeitig geprüft worden sind, haben immer so niedere Temperaturen geherrscht, daß die *Calciseda*-kurve wenigstens 2 mm über der Nulllinie bleibt, während die *Jonaspis*-kurve bis zu ihr herabsinkt oder sie sogar um 0,5 mm überschreitet. Jene Kurve wird von dieser gewöhnlich schon in den Vormittags-, einmal (31. August) erst in den Nachmittagsstunden durchschnitten, obgleich die Flechte (*Jonaspis*) bei den verschiedenen Bewässerungsarten stets mehr Wasser aufgenommen hatte als die *Verrucaria*. Diese besitzt ein geringeres Aufnahmevermögen für Wasser, setzt aber dem Herabsinken unter die Nulllinie größeren Widerstand entgegen. Noch größer ist dieser Gegensatz bei *Amphoridium Hochstetteri*, deren enorme Aufnahmefähigkeit sich in den regenreichen Tagen des 12. und 13. August offenbart hatte. Einen Vergleich mit *Verr. calciseda* gestatteten die warmen Tage gegen Ende des Monats (Taf. 4): die Wägungen haben gezeigt, daß die *Calciseda*-kurve auch bei nicht direkter Bestrahlung von der *Amphoridium*-kurve bereits vormittags 11 Uhr geschnitten wird, daß diese 3,5 mm unter die Nulllinie herabgeht, während jene nur bis auf sie herabsinkt. Am nächsten Tage (24. August) wird bei direkter Bestrahlung die *Calciseda*-kurve bereits um 9 Uhr gekreuzt, und die Nulllinie um 9,5 mm überschritten, von der *Calciseda*-kurve um 1,5 mm. Am vierten Tage (26. August) bleiben beide Kurven über der Nulllinie, weil die nächtliche Wasserversorgung reichlicher gewesen war, durch einen ganz kurzen Regenguß im Laufe des Vormittags ergänzt worden ist und weil direkte Bestrahlung gefehlt hat. Daß am 28. August der Schnitt beider Kurven trotz direkter Bestrahlung erst um 11 Uhr erfolgt und die von *Amphoridium* nur 4 mm unter die Nulllinie hinabgeht, erklärt sich aus dem 3 mal größeren Wassergehalt, mit dem am frühen Morgen die Verdunstung begonnen hatte.

Unter allen untersuchten Flechten überschreitet die Kiesel-

flechte *Lecanora badia* (Taf. 4) die Nullinie am ehesten und tiefsten, was mit ihrer ungewöhnlich großen Aufnahmefähigkeit für Wasser wohl übereinstimmt. Am 24. August durchschneidet sie die Nullinie nach starkem Tau und bei direkter Bestrahlung um 9 Uhr zugleich mit *Amphoridium*, sinkt aber bis 12 mm unter sie, 3 mm tiefer als *Amphoridium*. Am 27. August sinkt die *Lecanorakurve* erst in der letzten Abendstunde um eine Kleinigkeit unter die Nullinie herab, wogegen die des *Amphoridium* 3,5 mm über ihr bleibt. Am 28. August endlich wird die Nullinie durch die *Lecanorakurve* bereits um 10 Uhr, durch die *Amphoridiumkurve* um 11 Uhr geschnitten. Jene geht wieder 12 mm unter sie herab, diese nur 4 mm. Höchste Gesteinstemperatur war 38°, Lufttemperatur 33°. Der anfängliche Wasserstand war für beide Flechten fast gleich (68,5 und 64 g).

Demnach sind die 4 Vergleichsflechten nach der Leichtigkeit, mit der sie die Nullinie überschreiten in die Reihe: *Lecanora badia*, *Amphoridium Hochstetteri*, *Jonaspis Prevostii*, *Verrucaria calciseda* anzuordnen. Die Aufnahmefähigkeit dieser Flechten für Wasser steht im umgekehrten Verhältnis zu ihrem Widerstand gegen die Überschreitung der Nullinie. An den äußersten Endpunkt dieser Reihe würde *Verrucaria marmorea* zu stehen kommen. Ihre Kurve läuft stets mit der des Kontrollkalks parallel, erhebt sich nur wenige mm über sie und sinkt bloß an 2 Tagen (16. und 17. August) 1 bis 2 mm unter sie herab. An den anderen Endpunkt der Reihe müßte die erzgebirgische *Lecanora badia* kommen; denn sie übertrifft trotz geringerer Aufnahmefähigkeit für Wasser die oben besprochene Tiroler Flechte durch geringeren Widerstand gegen die Überschreitung der Nullinie. Noch auffallender ist diese Abweichung von obiger Regel bei *Gyalecta cupularis*, deren Aufnahmefähigkeit hoch über der von *Verr. calciseda* und auch noch über der von *Jonaspis Prevostii* steht, deren Kurve aber auch bei andauernder direkter Bestrahlung noch 9 mm über der Nullinie verläuft. Solche Widersprüche sind aus dem anatomischen Bau der Flechten zu erklären. Ehe dazu übergegangen werden kann, muß erst ein



### Vergleich mit dem Kontrollkalk

vollzogen werden. Das Verhalten der Flechten gegen Regen, Tau und Wasserdampf tritt erst ins rechte Licht, wenn man es mit dem flechtenfreien Kalkes gleicher Beschaffenheit vergleicht. Der erste Blick auf die Kurventafeln 1 und 1a lehrt, daß die Kurven des Vergleichskalkes dasselbe Auf und Ab des Verlaufs besitzen, daß sie nach künstlicher oder natürlicher Bewässerung steil ansteigen, um dann je nach der Art der Bestrahlung und der Länge der Zeitabschnitte mehr oder weniger sanft abzufallen. Bei genauerer Betrachtung fallen jedoch alsbald wesentliche Unterschiede ins Auge:

1. Der Kontrollkalk nimmt in der Regel unter natürlichen Verhältnissen keinen Wasserdampf auf. Darum macht seine Kurve in der Nacht vom 3. zum 4. August bei bewölktem Himmel die kleine Aufwärtsbewegung der Calcisedakurve nicht mit, und wenn bei starkem Taufall die unter Gebüsch verborgene Flechte von aufgenommenem Wasserdampf um 5 cg schwerer geworden ist, hat das Gewicht des Vergleichskalkes um 0,5 cg durch Verdunstung abgenommen (4.—5. August). Aufnahme von Wasserdampf tritt fast ausschließlich nach andauernder künstlicher Entwässerung im Wärmeschränkchen ein und zwar immer nur bis zur Nulllinie.

2. Bei künstlicher Wasserzufuhr verhält sich der Kontrollkalk etwas schwankend: seine Gewichtszunahme kann nur  $\frac{1}{4}$  von der des Calcisedakalkes betragen (8. Juni) oder nur wenige cg hinter dieser zurückbleiben (7. August), sogar über sie hinausgehen. Das liegt an der Unvollkommenheit der Methode: wenn das Wasser tropfenweise zugezählt und nur oberflächlich ausgebreitet wird, hängt es vom Zufall ab, wieviel Wasser am Stein haften bleibt.

3. Nach Regen beträgt die Gewichtszunahme meist nur  $\frac{1}{2}$  bis herab zu  $\frac{1}{3}$ , einmal sogar bloß  $\frac{1}{5}$  von der des Calcisedakalkes.

4. Ähnlich liegen die Verhältnisse beim Tau; eine Ausnahme machen die beiden Wägungen vom 9. und 10. August; denn da betragen die Gewichtszunahmen des Kontrollkalkes wenigstens  $\frac{5}{6}$  von denen des Flechtenkalkes. Das erklärt sich daraus, daß an diesen beiden Tagen die Wägungen  $\frac{1}{2}$  Stunde früher als sonst vor-

genommen worden sind, als sie noch nicht einen Teil des auf ihnen niedergeschlagenen Taues durch Verdunstung verloren hatten.

Genau so wie *Verr. calciseda* verhält sich die epilithische Flechte *Aspicilia farinosa* gegenüber gleichartigem Vergleichskalk. Wenn die Ausbiegungen ihrer Kurven nach oben nicht die Höhe derer von *Verr. calciseda* und ihres Kontrollkalkes erreichen, so liegt das daran, daß die Gesteinsstücke, mit denen ich arbeiten mußte, dem Gewichte nach etwa 3 mal, der Flechtenausbreitung nach sicher 2 mal kleiner waren.

Hingegen übertrifft *Amph. Hochstetteri* die Aufnahmefähigkeit des Kontrollkalkes bei andauerndem Regen um das 5—8fache, bei starkem Tau um das 3—4fache. Umgekehrt ist es bei *Verr. marmorea*: bei andauernden Regengüssen verhalten sich seine Gewichtszunahmen zu denen des Vergleichskalkes wie 17:16 und 16:15, bei Tau einmal wie 13,5:14,5, das zweite Mal wie 6,5:6; sie kann also beim Kontrollkalk um eine Wenigkeit größer sein als beim Flechtenkalk. — Bei der epilithischen Flechte *Verr. fusca* habe ich die Aufnahmefähigkeit, bezogen auf ihren Kontrollkalk, nicht ganz so groß wie bei *Aspicilia farinosa*, bei *Thelochroa Montinii* auf *Verr. parmigera*, wieder bezogen auf ihren Vergleichskalk, größer als bei *Verr. calciseda* gefunden.

Der Widerstand gegen die Abgabe des aufgenommenen Wassers ist bei dem Kontrollkalk stets geringer als bei den gleichzeitig untersuchten Kalkflechten. Das zeigt sich am deutlichsten, wenn man den Gewichtsverlust auf den vorhergehenden Wassergehalt bezieht und diesen = 100 setzt, wie an einigen Beispielen erläutert werden soll. In der Zeit vom 3.—10. August stehen sich für *Verr. calciseda* und ihren Vergleichskalk als gleichzeitige Gewichtsverluste folgende Werte gegenüber: Am 6. August 65,63 und 114,28%; am 7. August 80,77 und 100%; am 9. August 50 und 75%, später 42,86 und 100%; am 18. August 39,39 und 86,67%.

Ebenso wichtig wie diese Zahlenunterschiede ist der Umstand, daß der Kontrollkalk viel früher erschöpft ist als der Flechtenkalk. Am 6. August z. B. hat er gleich im ersten Zeitabschnitt mit 114,26% seinen gesamten Wasservorrat eingebüßt und ist

sogar 1 cg unter das Normalgewicht herabgegangen. Dieser Zustand ist 1½ Stunde nach der Wasseraufnahme nachgewiesen worden. Dagegen hat der Flechtenkalk das aufgenommene Wasser erst in 5 Vormittagsstunden bis auf 1 cg abgegeben, und dieses verliert er auch in den darauffolgenden 7 Nachmittagsstunden nicht. — Den am 10. August nach sehr starkem Taufall aufgenommenen, über doppelt so großen Wasservorrat hat der Kontrollkalk bereits nach 1 Stunde bis auf 1 cg verloren; dieses büßt er im nächsten Zeitabschnitt auch noch ein, um dann wieder 1 cg unter das Normalgewicht herabzusinken, während der Flechtenkalk trotz direkter Bestrahlung am Ende des 5. Zeitabschnittes noch 1 cg besitzt.

Daß die Unterschiede zwischen *Amphoridium Hochstetteri* und dem Vergleichskalk noch viel größer sind, wird nach dem früher Gesagten nicht Wunder nehmen: Am 12. August, nach mehrstündigem Regen (Taf. 2), stehen sich folgende Verdunstungsziffern gegenüber: 11,18 und 62,5%; 13,58 und 50%; 10,76 und 50%. Um 12 Uhr ist bei trübem, aber nicht regnerischem Wetter die Kurve des Normalkalkes bis zur Nulllinie herabgesunken, die des Flechtenkalkes steht in der letzten Abendstunde noch 23 mm über ihr. Am auffallendsten sind die Unterschiede in den Abgabeziffern am 13. August bei regnerischem Wetter, wie aus Tabelle 2 am Schluß des Protokollheftes zu ersehen ist. — Aus ihr ist auch eine kleine Bevorzugung der *Verr. marmorea* vor ihrem Kontrollkalk ersichtlich; denn ihre Abgabeziffern betragen ½ bis ⅞ von denen des flechtenfreien Kalkes.

Aus alledem aber ergibt sich, daß die Aufnahmefähigkeit der Kalkflechten für Wasser größer ist als die flechtenfreien Kalkes gleichen Ursprungs und gleicher Beschaffenheit. Noch größer aber ist ihr Widerstand gegen die Verdunstung der aufgenommenen Feuchtigkeit, so daß sie noch stundenlang durchfeuchtet sein können, nachdem der flechtenfreie Kalk gänzlich ausgetrocknet ist. Endlich ist auch der Wasservorrat, den Kalkflechten im lufttrockenen Zustand enthalten, wesentlich größer als der gleichartigen flechtenfreien Kalkes.



## Vergleichung der Kalkflechten untereinander.

Nicht für alle Kalkflechten konnte ein Stück Vergleichskalk desselben Ursprungsortes beschafft werden. Sie konnten deshalb nur unter sich verglichen werden, wie *Sagedia persicina* und *Opegrapha saxicola* oder wie die ebenfalls chroolepusführenden *Jonaspis Prevostii* und *Gyalecta cupularis* mit der pleurococcusführenden *Verrucaria calciseda*. Von den ersten beiden standen mir nur so kleine Gesteinsstücke mit reinen Flechtenlagern zur Verfügung, daß es nicht ratsam gewesen wäre, sie gleichzeitig mit dem viel größeren *Calciseda*stück zu prüfen. Über sie kann ich nur sagen, daß *Sagedia persicina* ungefähr auf derselben Stufe steht, wie *Verr. marmorea*, während *Opegrapha saxicola* physiologisch kaum unter *Verr. calciseda* stehen dürfte.

Die Versuche mit *Gyalecta cupularis*, *Jonaspis Prevostii* und *Verrucaria calciseda* (Taf. 2) zeigen einwandfrei, daß die beiden chroolepusführenden Kalkflechten ein größeres Aufnahmevermögen für Wasser besitzen als die *Verrucaria*: Für Regen und künstliche Bewässerung ist das von *Gyalecta* mindestens doppelt so groß wie das der *Verrucaria*; das von *Jonaspis* steht für Regen ungefähr in der Mitte zwischen beiden. Ähnlich ist das Verhältnis für Tau; die scheinbare Umkehrung am 31. August, wo *Gyalecta* bei starkem Tau unter allen 3 Flechten am wenigsten Flüssigkeit aufgenommen hatte, erklärt sich daraus, daß der *Gyalectakalk* versehentlich umgekehrt, mit der Flechtenseite nach unten, in das Zigarettenkästchen gelegt worden war, woraus hervorgeht, daß die Unterseite des Steins mit ihren Rhizoiden und vagierenden Gonidien bei weitem nicht das Aufsaugungsvermögen für Wasser hat wie die Oberseite mit Gonidienzone, Epinekralschicht und fliehenden Gonidien. — Daß der Widerstand gegen die Wasserverdunstung bei *Gyalecta* wesentlich größer ist als bei ihren Vergleichsflechten, ist daraus ersichtlich, daß ihre Kurve auch bei andauernder direkter Bestrahlung mit 33° höchster Gesteinstemperatur noch 9 mm über der Nulllinie bleibt, bei Beschattung sogar 11—12 mm, während die der *Verrucaria* bloß 2—3 mm über ihr verläuft und die der *Jonaspis* an einem Tage fast

bis zu ihr herabsinkt, sie an einem anderen Tage sogar erreicht. Also ist, wie schon früher in dem Kapitel von der Überschreitung der Nulllinie gezeigt worden ist, bei *Jonaspis* der Widerstand gegen die Abgabe des aufgenommenen Wassers geringer als bei der *Verrucaria*.

Der Grund für die größere Aufnahmefähigkeit kann nur darin gefunden werden, daß der Kalk bei *Gyalecta* und *Jonaspis* durch die mit Spitzenwachstum ausgestatteten *Chroolepus*-gonidien tiefer durchsetzt und stärker zerklüftet wird als dies den *Pleurococcus*-gonidien der *Verrucaria* möglich ist. Daß aber *Jonaspis* von *Gyalecta* so auffallend übertroffen wird und daß es überdies größte Widerstandsfähigkeit gegen die Abgabe des aufgenommenen Wassers besitzt, dafür können als Erklärungsgründe ihre kräftige Epinekralschicht, ihre vagierenden und fliehenden Gonidien angeführt werden, die sie vor der anderen *chroolepus*-führenden Flechte, *Jonaspis Prevostii*, voraus hat. Aus dem Besitz der fliehenden Gonidien erklärt sich wohl auch der Steilabfall der *Gyalecta*-kurve am Vormittag des 30. August: Bei dem trüben, mäßig warmen und später sogar regnerischen Wetter konnte das Wasser von dem Wald der fliehenden Gonidien zurückgehalten werden, um dann, man möchte sagen, mit einem Male zu verdunsten. Genaue Angaben über die prozentualen Verdunstungswerte der 3 Flechten gibt die 3. Tabelle am Schluß des Protokollheftes; sie zeigt die hohe Bevorzugung der *Gyalecta* vor der *Verrucaria* und erlaubt den Schluß, daß sie flechtenfreien Kontrollkalk in noch viel höherem Grade an Widerstandskraft gegen Wasserabgabe übertreffen würde.

Der Tiefstand von *Verr. marmorea* gegenüber allen anderen Kalkflechten liegt natürlich auch in ihrem anatomischen Bau begründet: ihr Thallus hat eine durchaus oberflächliche Lage, geringe Mächtigkeit und keine Epinekralschicht. Nach außen ist er durch ein rotbräunliches Gewebe begrenzt, das ich als gelockerte oder aufgelöste Rinde bezeichnen möchte. Der Kalk ist aus ihr fast vollständig verdrängt, so daß sie sich nach dem Anfeuchten mit dem Skalpell leicht abheben und freihändig schneiden läßt. Die Gonidienzone ist 40, die darauffolgende lockere Rhizoidenzone etwa 600  $\mu$  mächtig. — Dem

steht *Amphoridium Hochstetteri* gegenüber mit einem mächtigen, ganz in Kalk versenkten Lager. Die äußerste Grenze, bis zu der rhizoidale Hyphen vordringen, beträgt 10 mm. Die Gonidienzone besteht, wie ich an Mikrotomschnitten durch *f. alpina* Arn. vom Schlern in Tirol nachweisen konnte, von der Oberfläche an bis in 650, ausnahmsweise 820  $\mu$  Tiefe aus unzähligen, rundlichen, sorediumähnlichen Gonidiengruppen, die durch sehr fettreiche, erweiterte Hyphen untereinander verbunden sind. Man könnte den ganz eigenartigen Bau dieser Gonidienschicht mit dem der »mehlartigen« Rinde der Podetien von *Cladonia fimbriata* vergleichen, nur daß bei dieser die Soredienkugeln viel dichter beisammen liegen, bei jener durch Kalkteilchen voneinander getrennt sind. Daß eine Schicht von solcher Mächtigkeit und Porosität viel Wasser aufnehmen und es lange festhalten kann, ist wohl erklärlich, ebenso daß sie *Verr. calciseda* in beiden Eigenschaften übertreffen muß. Denn das Lager der kroatischen *Verr. calciseda* ist nicht über 3 mm mächtig, besitzt eine ziemlich dichte und sicher für Wasser recht aufnahmefähige Epinekralschicht von 40—77  $\mu$  Mächtigkeit. Darunter befindet sich eine etwa 40  $\mu$  mächtige, zusammenhängende Gonidienzone, die sich in ihrer Dichte mit der Gonidienschicht »leder-rindiger« *Cladoniapodetien* (*gracilis*) vergleichen läßt. Darunter folgt ein feinporiges, filzartiges Mark und endlich die an Sphäroidzellen reiche Rhizoidenzone. Die Aufnahmefähigkeit für Wasser wird um so größer sein, je mehr die organische Substanz gegenüber dem Kalk vorwiegt, und das ist entschieden in den 3 äußeren Regionen der Fall. Da deren Gesamtmächtigkeit jedoch 150  $\mu$  nicht viel überschreitet, haben die wasserspeichernden Schichten der *Verrucaria* eine viel oberflächlichere Lage als bei *Amphoridium* mit seinem über 4mal mächtigeren Gemisch von Gonidiengruppen und weiten Ölhyphen. Dieser Unterschied im Bau scheint mir zu genügen, um das ungleiche physiologische Verhalten gegenüber Wasser zu erklären.

Unter den epilithischen Kalkflechten ist *Aspicilia farinosa* durch verhältnismäßig große Aufnahmefähigkeit für Wasser ausgezeichnet, weil der epilithische Teil des Lagers trotz seiner geringen Mächtigkeit (etwa 250  $\mu$ ) zu je einem Drittel aus einer



an leeren Gonidienhüllen reichen Epinekralschicht, einer sehr zellenreichen Gonidienzone und einem engfilzigen Mark besteht. Alle 3 sind ohne Zweifel befähigt, reichlich Wasser zu schlucken und es auch ziemlich so lange festzuhalten, wie das *Verr. calciseda* tut. Der aus rhizoidalen Fasern und Strängen zusammengesetzte endolithische Lagerteil dürfte hierbei keine wesentliche Rolle spielen. Sie bildet dadurch den Übergang zu den epilithischen Kieselflechten.

#### Vergleichung der Kieselflechten untereinander.

*Lecanora badia* auf Porphyry von Predazzo in Südtirol, deren anatomischen Bau ich bereits von früher her kannte, war die erste Kieselflechte, mit der ich Versuche angestellt habe; als Vergleichsobjekt ist ihr alsbald ein Exemplar derselben Art vom Basalt des Geisingberges bei Altenberg im Erzgebirge beigelegt worden. Zuerst sind beide in der Zeit vom 26. Juli bis 3. August und zum zweitenmal vom 9. bis 14. September bei wesentlich niedrigerer Temperatur geprüft worden. Das Tiroler Gesteinsstück ist zwar fast 20 g schwerer als das erzgebirgische, aber die Flächenausbreitung beider Flechten ist gleich. Die Aufnahmefähigkeit beider für Wasser veranschaulichen folgende Zahlen: Nach  $\frac{1}{4}$ stündigem, heftigen Gewitterregen hatte die Tiroler Flechte 126 cg, bei mehrstündigem, leisen Regen am 28. August 192, am 14. September sogar 197 cg Wasser verschluckt; für die erzgebirgische Flechte betrugen die entsprechenden Werte 100, 119 und 116 cg. Bei Tau wurde für die Tiroler Pflanze gefunden: 31. Juli 22 cg, 1. August 25,5, 2. August 17 cg, 18. September 48 cg, für die erzgebirgische dagegen 19, 20, 15 und 39,5 cg. Bei bewölktem Himmel hat die Tirolerin am 27. Juli 15, die Vergleichsflechte 10 cg Wasserdampf aufgenommen.

Diese auffallende physiologische Bevorzugung der Tiroler Flechte ist natürlich in ihrem anatomischen Bau begründet: die aufgeweichten und mit dem Skalpell vorsichtig abgehobenen Lagerfelder können 535—895  $\mu$  mächtig sein. Davon kommen allein auf das Mark 425—810  $\mu$ ; es besteht aus einem feinfädigen, plasmaleeren, grobporigen Hyphenfilz, dem am Rande der Felder, manchmal auch unmittelbar unter der 16—46  $\mu$

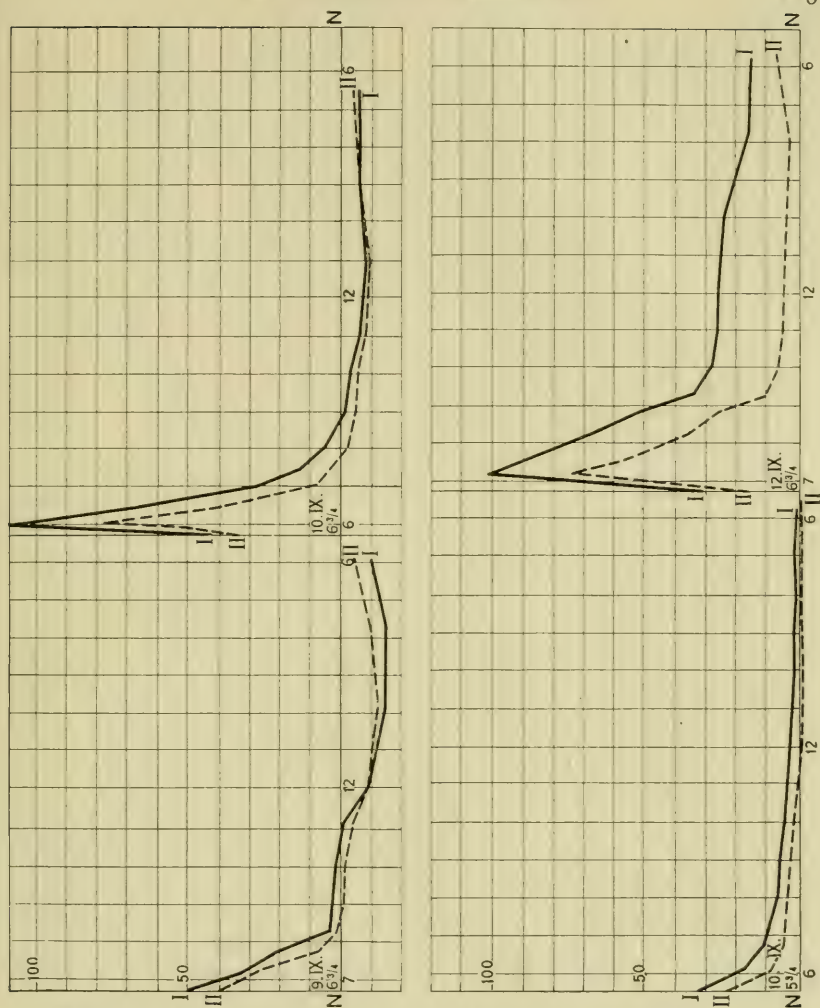


Abb. 3. I. *Lecanora badia* aus Predazzo in Südtirol.

II. *Lecanora badia* aus Altenberg im Erzgebirge.

9. IX.  $6\frac{3}{4}$ : Wasseraufnahme bei starkem Tau. Verdunstung bei direkter Bestrahlung.

10. IX.  $6\frac{3}{4}$ : Wasseraufnahme bei schwächerem Tau. 7 Uhr: nach 5 Minuten langem Liegen in Wasser. Verdunstung bei direkter Bestrahlung.

11. IX.  $5\frac{3}{4}$ : Aufnahme dampfförmigen Wassers bei bewölktem Himmel. Verdunstung bei meistens trübem Wetter, vor direkter Bestrahlung geschützt.

12. IX.  $6\frac{3}{4}$ : wie am Tage vorher. 7 Uhr: nach 5 Minuten langem Liegen in Wasser. Verdunstung bei trübem und meist regnerischem Wetter.

Der Abstand zweier Teilstriche auf der Abszisse = 1 Stunde, auf der Ordinate = 10 cg.

mächtigen Gonidienschicht leere, aufgeblähte Gonidienhüllen beigemengt sind; hier, aber nur an diesen Punkten, wird das Mark zur Hyponekralschicht. Über der Gonidienzone befindet sich eine an leeren Gonidien sehr reiche Epinekralschicht von gleicher Mächtigkeit wie die Gonidienzone, darüber eine bis  $8\ \mu$  mächtige Rinde, und diese endlich ist mit einer völlig homogenen Haut überzogen, die ich die »dichte Haut« nennen möchte. Auf der Höhe der Lagerfelder ist sie bis  $50\ \mu$  mächtig, an deren abwärts geneigten Seiten  $8\ \mu$ . Erst nach Anwendung von Aufquellungsmitteln und nach Zusatz von Zinkchlorid-Jodlösung läßt sie erkennen, daß sie hauptsächlich in ihrer inneren Hälfte aus eng aneinander gepreßten Gonidienhüllen besteht. — Der erzgebirgischen Flechte fehlt die »dichte Haut« und die Epinekralschicht. Ihre Gonidienzone ist mächtiger (bis  $67\ \mu$ ) und das Mark besitzt bei einer Gesamtmächtigkeit von  $259\ \mu$  nicht über  $171\ \mu$  Dicke. Dafür ist es so reichlich mit leeren Gonidienhüllen durchsetzt, daß man es in seiner Gesamtheit als Hyponekralschicht bezeichnen muß. Darin besteht der einzige Vorteil gegenüber der Tiroler Flechte, die in ihrem Mark und ihrer Epinekralschicht weit mächtigere Wasserspeicher besitzt als ihre erzgebirgische Schwester.

Durch die sogenannte »dichte Haut« wird, wie bei höheren Pflanzen durch die Kutikula oder durch Korkschichten die Abgabe von Wasser verlangsamt. Denn darin besteht der zweite physiologische Vorteil der Tiroler Flechte, daß sie der Abgabe des aufgenommenen Wassers mehr Widerstand entgegensetzt als die erzgebirgische: Ihre Kurve sinkt nur bei direkter Bestrahlung unter Null, aber, mit einer Ausnahme, nie so tief wie die der Erzgebirgsflechte. Bei Beschattung erfolgt das Herabsinken unter Null am 2. August, weil die nächtliche Wasseraufnahme ungewöhnlich gering gewesen war. — Vergleicht man die Gewichtsabnahmen bezogen auf die vorherigen Wasservorräte, so stehen sich folgende Zahlen gegenüber: am 10. September bei direkter Bestrahlung 39,45 und 46,71 %; 57,57 und 80,02 %; 62,96 und 125 %; am Ende des 3. Zeitabschnittes d. h. 1 $\frac{1}{2}$  Stunde nach der Wasseraufnahme ist die Kurve der erzgebirgischen Flechte bereits 2 mm unter dem Nullpunkte angelangt, während die Tirolerin noch 11 mm über ihr steht



und erst am Ende der 3. Stunde soweit herabgesunken ist wie jene in der halben Zeit. Die übrigen prozentualen Verdunstungswerte finden sich in der 4. Tabelle des Protokollheftes zusammengestellt. Nicht unerwähnt darf bleiben, daß die größere Abgabefähigkeit für Wasser bei der Erzgebirgsflechte sicher zum Teil mit daher rührt, daß sie sich wegen ihrer größeren Dunkelheit bei direkter Bestrahlung stärker erwärmen muß, als das helle Tiroler Lager.

Ein ähnlicher, aber doch wieder anderer Gegensatz besteht zwischen den Lagern von

*Lecidea fuscocinerea* Nyl. und *L. albocaerulescens* (Wulf.) Schaer., f. *alpina* Schaer.

Das dunkelrotbraune, höckerig-gefelderte Lager der *Lecidea fuscocinerea* vom Granit des Hünengrabes vor Arkona auf Rügen wird bis  $504\ \mu$ , das grau- bis reinweiße, matte der *L. albocaerulescens* bis  $365\ \mu$  mächtig. Das Mark beider Flechten ist ausgeprägtes Hyponekralgewebe mit vielen leeren und weiten Gonidienhüllen bis an den innersten Grund der Querschnitte. Bei *fuscocinerea* ist die Gonidienschicht  $110\text{--}160\ \mu$  mächtig, bei *albocaerulescens*  $13\text{--}58\ \mu$ . Dafür ist die Rinde jener nur halb so dick wie die von *L. albocaerulescens* und enthält gar keine leeren Gonidienhüllen, während die der letzteren Flechte in ihrer inneren Hälfte reich an ihnen ist und darum als Epinekralschicht bezeichnet werden muß. Ein »dichtes Häutchen« fehlt ihr, dagegen kann als Andeutung eines solchen der  $4\text{--}6\ \mu$  mächtige, helle Saum angesehen werden, der über der Rinde von *fuscocinerea* hinzieht.

Die Aufnahmefähigkeit für Wasser ergibt sich aus folgenden Zuwachszahlen: an 3 verschiedenen Tagen zeigte *fuscocinerea* 15,23 und 9 cg Gewichtszunahme, *albocaerulescens* an den gleichen Tagen 8,5, 17 und 7 cg. Bloß eine Ausnahme ist am 7. Juli beobachtet worden, wo das Gewichtsverhältnis  $12:17,5$  gewesen ist. — Bei andauerndem Regen ist der Unterschied noch auffälliger: Die Zuwachsgrößen verhielten sich in den beiden ersten Stunden wie  $56:18$ , in den 3 nächsten wie  $48:32$ , in den 12 folgenden wie  $24:19$ . Auf 1 Stunde umgerechnet, beträgt das für *L. fuscocinerea* 28, 16,2 cg, für *albocaerulescens*  $9, 10\frac{2}{3}, 1\frac{7}{12}$  cg. Aus der Zusammenstellung ergibt

sich, daß *fuscocinerea* von Anfang bis zu Ende der *albocaerulescens* in den absoluten Mengen aufgenommenen Regens überlegen bleibt, daß aber bei ersterer die stündliche Abnahme der Zuwachswerte schneller erfolgt als bei letzterer.

Das Festhaltungsvermögen für Wasser ist bei *Lecidea fuscocinerea* um ebensoviel kleiner, als sein Aufnahmevermögen größer ist. Deshalb schneidet ihre absteigende Kurve nach dem 17stündigen Regen die der Vergleichsflechte noch im Laufe des Vormittags, verläuft dann tief unter ihr und sinkt sogar einige mm unter die Nullinie herab, wogegen die von *albocaerulescens* hoch über ihr bleibt. In den folgenden Tagen bewegt sich die *Fuscocinereakurve* bei direkter Bestrahlung dauernd unter der Nullinie, tritt am 11. August nach schwachem Tau bis an sie heran, überschreitet sie nach starkem Tau am 9. und 10. August, erreicht aber nie die Höhe der *Albocaerulescenskurve*, die nur an einem Tag bis zur Nullinie herabsinkt und sie am nächsten bei andauernder Bestrahlung sogar einmal um etliche mm überschreitet. Der Grund für die größere Aufnahmefähigkeit ist ohne Zweifel in der fast doppelt so großen Mächtigkeit der Hyponekralschicht zu suchen, über die *L. fuscocinerea* verfügt, der für das größere Festhaltungsvermögen der *L. albocaerulescens* darin, daß sie eine Epinekralschicht und mit ihr zusammen eine 2—3 mal so dicke Rinde hat, wie jene und sicher auch darin, daß sie mit ihrer hellen Färbung die Wärmestrahlen nicht in demselben Grade verschluckt, wie die rotbraune Rügenschlechte.

Viel geringer ist der Gegensatz zwischen den beiden Kiesel flechten *Aspicilia silvatica* Zwackh und *A. laevata* (Ach.) Arn., f. *albicans* Arn. Der Thallus der *Aspicilia silvatica* ist im Mittel 225  $\mu$  mächtig; davon kommen auf die Rinde 38  $\mu$ , auf die Gonidienschicht 53  $\mu$ , auf das Mark 134  $\mu$ ; bei *A. laevata* betragen die 4 Werte in derselben Reihenfolge aufgeführt: 486  $\mu$ , 74,7  $\mu$ , 86,4  $\mu$  und 325  $\mu$ . Die Rinde von *A. silvatica* ist ungewöhnlich dicht gebaut: zu äußerst besitzt sie ein 6—8  $\mu$  mächtiges »dichtes Häutchen«, darunter eine 5 schichtige Lage isodiametrischer, dickwandiger, sehr enghöhliger Zellen, die unmittelbar in die auffallend dichte und zellenreiche Gonidienzone übergehen. Bei *A. laevata* dagegen

fehlt das »dicke Häutchen«; die Rinde ähnelt der von *A. silvatica*, wird jedoch durch eine etwa  $20\mu$  mächtige, lockerfilzartige Hyphenschicht unterlagert, die den Übergang zu der ebenfalls sehr lückenreichen und ungewöhnlich mächtigen (bis  $127,8\mu$ ) Gonidienzone bildet. Das Mark ist in seiner ganzen Dicke echtes Hyponekralgewebe mit zahlreichen leeren, unzusammengedrückten Gonidienhüllen. Ob diese bei *A. silvatica* auch bis zum Grunde des Marks reichen, ist nicht erkennbar, weil es in seiner inneren Hälfte braun gefärbt ist.

Dem lockeren und lückenreicheren Bau, sowie der größeren Mächtigkeit ihres Lagers entspricht es, daß *A. laevata* ein größeres Aufnahmevermögen für Wasser besitzt, wogegen ihr Festhaltungsvermögen geringer ist als bei *A. silvatica*, was sich allerdings bloß bei direkter Bestrahlung in auffälligerem Grade äußert: dann sinkt die *Laevata*-kurve schon in den ersten Morgenstunden unter die *Silvatica*-kurve herab und bleibt unter ihr, so lange die Bestrahlung anhält. Wenn diese aufhört, hebt sich die *Laevata*-kurve infolge der Absorption von Wasserdampf allmählich, nähert sich ihr in den Abendstunden beträchtlich und erreicht oder überschreitet sie im Verlaufe der Nacht bei bewölktem Himmel (2. August). Nach  $\frac{1}{4}$  stündigem, heftigen Gewitterregen am Abend des 28. August hat *A. laevata* 49 cg, *silvatica* 36 cg Wasser aufgenommen. Im Laufe der darauffolgenden Nacht verliert jene 40 cg, diese 32 cg. Infolgedessen liegt die *Laevata*-kurve nicht mehr 14, wie im vorangegangenen Abend, sondern wie bei der ersten Wägung am 29. August, bloß noch 4 mm über der *Silvatica*-kurve und schneidet diese schon in der zweiten Morgenstunde, nachdem die Sonnenstrahlen etwa 1 Stunde lang auf beide Flechten unmittelbar eingewirkt hatten, um im Laufe des Nachmittags volle 7 mm unter die Nulllinie und die *Silvatica*-kurve hinabzugehen. Allein durch Aufnahme von Wasserdampf nähert sie sich ihr beim Liegen im Nordzimmer bis 7 Uhr abends um 4 mm und erreicht sie im Laufe der Nacht, unter der bedachten Veranda vor andauerndem Regen geschützt. In derselben Zeit ist *Asp. silvatica* nur um 1 cg schwerer geworden, ihre Aufnahmefähigkeit für Wasserdampf ist demnach 7 mal geringer als die der Tiroler Flechte. Trotzdem liegt



die *Silvaticakurve* am Morgen des 30. August noch 1 mm über der *Laevatakurve* und bleibt in den 3 nächsten regenlosen Tagen auch 1—4 mm über ihr, außer in den Nächten. In diesen steigt durch Aufnahme von Tau letztere Kurve 1—2 mm über erstere, um alsbald wieder unter sie und meist auch unter die Nulllinie herabzusinken und zwar bei Beschattung bis 2,5 mm, bei direkter Bestrahlung bis zu 6 mm. Aber auch die *Silvaticakurve* hat an 2 Tagen (15. und 29. Juli) unter die Nulllinie, wenn auch nur 1—2,5 mm hinabsinken können, weil der direkten Bestrahlung sehr mäßige nächtliche Wasserversorgung vorausgegangen war. Sie bleibt jedoch am 29. Juli auf der Nulllinie trotz direkter Bestrahlung und 44° höchster Gesteinstemperatur, weil sie durch einen nächtlichen Regen reichlich mit Wasser versorgt worden war. — Abgesehen von diesen Differenzen verlaufen die beiden Kurven so nahe beieinander, auf große Strecken hin fast parallel, wie ich es noch bei keinem anderen gleichzeitig untersuchten Flechtenpaar gefunden habe. Die größere Aufnahmefähigkeit der *Asp. laevata* wird durch die geringere Widerstandsfähigkeit gegen Verdunstung völlig ausgeglichen.

#### Vergleichung von Kiesel- mit Kalkflechten.

Die drei zuletzt besprochenen Versuchsreihen mit Kiesel flechten zeigen zur Genüge, daß diese Abteilung der Krustenflechten nicht allein großes Aufnahmevermögen für Wasser aller Art, sondern auch großes, wenn auch bei den einzelnen Arten sehr verschiedenes Widerstandsvermögen gegen dessen Abgabe besitzt. Ob sie in der einen oder anderen Eigenschaft den Kalkflechten überlegen sind, ist zuletzt noch durch eine Versuchsreihe ermittelt worden, bei welcher die aufnahmefähigste Kieselflechte, *Lecanora badia* (Tirol), mit der aufnahmefähigsten Kalkflechte, dem Münchener *Amphoridium Hochstetteri*, und außerdem mit einer Kalkflechte von mittlerer Aufnahmefähigkeit, der kroatischen *Verrucaria calciseda*, geprüft worden sind. Die Versuche sind in Taf. 4 veranschaulicht und ergaben für Tau eine Gewichtszunahme von 37:21,5:12, ein andermal von 40,5:18,8:14, für Regen = 60:44,5:23, für künstlich zugeführtes Wasser = 68,5:64:35 cg, für Wasserdampf = 8,8:7,5:2,5 cg. *Lecanora badia* über-

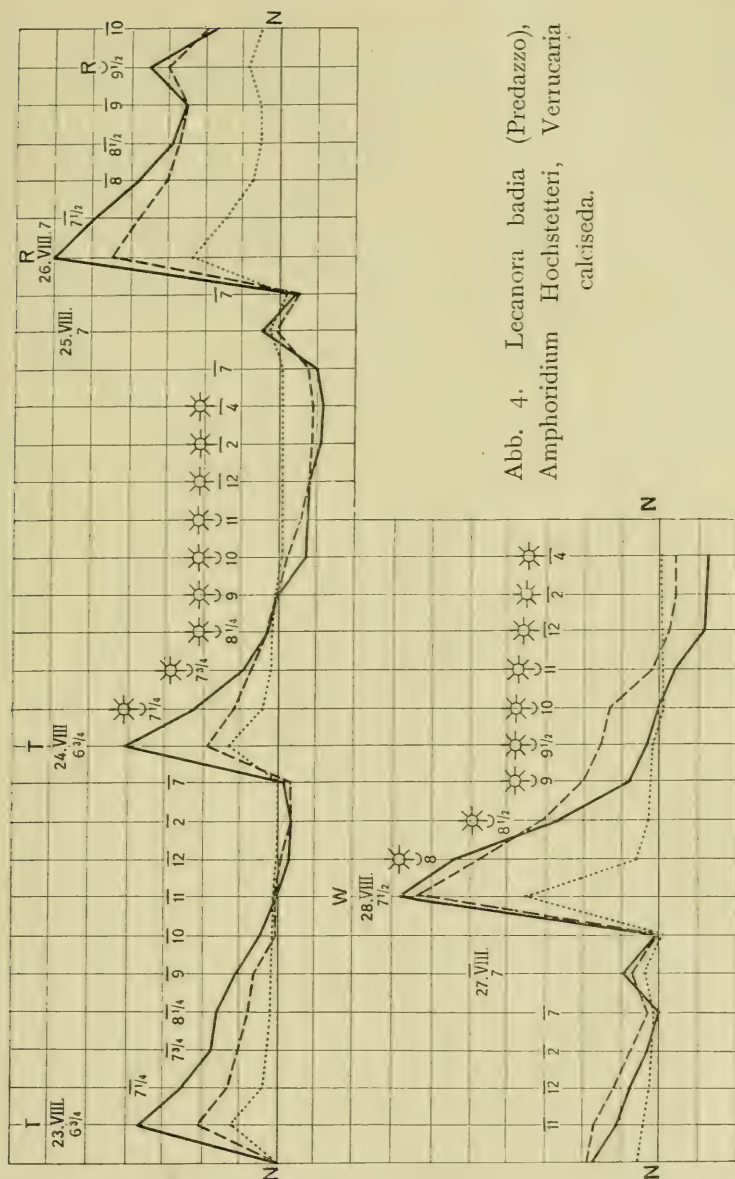


Abb. 4. *Lecanora badia* (Predazzo),  
*Amphoridium Hochstetteri*, *Verrucaria*  
*calciseda*.

trifft demnach an Aufnahmefähigkeit *Amphoridium Hochstetteri* etwas, *Verrucaria calciseda* ganz bedeutend. Der Widerstand gegen die Abgabe des aufgenommenen Wassers ist, nach den Kurven zu urteilen, bei

*Verrucaria calciseda* am größten; denn die *Calciseda*-kurve bleibt bei Beschattung stets über der Nulllinie, wenn (23. August) die der beiden anderen Flechten unter sie herabsinken, die des *Amphoridium* um 12 Uhr, die der *Lecanora* bereits um 11 Uhr. Bei direkter Bestrahlung (24. und 28. August) sinkt die *Calciseda*-kurve auch um 1 mm unter Null herab, aber die *Amphoridium*-kurve nach Tau (24. August) um 9, nach künstlicher Bewässerung (28. August) um 4 mm, die *Lecanora*-kurve an beiden Tagen um 12 mm. Daraus geht unzweifelhaft hervor, daß *Amphoridium* seinen größeren und *Lecanora* ihren noch größeren Wasservorrat leichter abgeben als *Verrucaria* ihren kleinen Vorrat, es besagt aber nichts über die Widerstandsfähigkeit gegen die Abgabe des neu aufgenommenen Wassers. Darüber geben die prozentualen Abnahmegrößen, die sich in der 3. Tabelle am Schluß des Protokollheftes zusammengestellt finden, Aufschluß: Für *Verrucaria calciseda* sind sie in der ersten oder in der ersten und zweiten Morgenhalbstunde am größten, werden aber später kleiner als bei den beiden anderen Arten. Mit anderen Worten: bei hoher Wasseraufnahme hat die *Verrucaria* den geringsten, bei niedrigem Wassergehalt den höchsten Widerstand gegen die Abgabe des Wassers. Das hängt damit zusammen, daß sie größere Wassermengen, die von den beiden Vergleichsflechten vollständig verschluckt werden, nicht in sich aufnehmen kann; sie adhärieren bloß oberflächlich, wie auch daraus ersichtlich ist, daß die Flechte nach sehr starkem Tau glänzt, und sie verdunsten darum schneller als bei der *Lecanora* und dem *Amphoridium*, deren Lager auch nach stärkstem Tau matt aussehen. — Die prozentualen Abnahmegrößen von *Lecanora* und *Amphoridium* wechseln etwas, sind aber bei dieser meist kleiner als bei jener. Damit stimmt es auch wohl überein, daß die *Amphoridium*-kurve von der *Lecanora*-kurve bei direkter Bestrahlung bereits in den ersten, bei Beschattung in den späten Vormittagsstunden geschnitten wird. Das Festhaltungsvermögen für neu aufgenommenes Wasser ist folglich bei der aufnahmefähigsten Kiesel- und Kalkflechte geringer als bei der aufnahmefähigsten Kalkflechte.



Die Kiesel Flechten besitzen, wie aus den vorausgegangenen Darlegungen, den Protokollen und Kurventafeln ersichtlich ist, ein hohes Aufnahmevermögen für Wasserdampf, Tau und Regen, ja sie übertreffen darin noch die Kalkflechten. Wie bei diesen, ist jedoch auch ihr Aufnahmevermögen beschränkt; wenn sie erst eine bestimmte Menge Wasser aufgenommen haben, steht der spätere Gewichtszuwachs in keinem Verhältnis zu der Menge des nachträglich gebotenen Regens. Daß sie soviel Wasser aufnehmen können, verdanken sie in erster Linie der Mächtigkeit ihres Markes, ganz besonders, wenn es mit vielen leeren Gonidienhüllen durchsetzt ist, d. h. wie fast immer, als Hyponekralschicht auftritt. Unterstützt wird deren Tätigkeit immer von der Gonidienschicht, zumal wenn sie locker gebaut ist, bei manchen auch noch von einer Epinekralschicht. Die Bedeutung dieser Nekralschichten wird erst ins rechte Licht gerückt, wenn man berücksichtigt, daß den Wasserflechten (*Verrucaria chlorotica*, *praetermissa* u. a.) beide fehlen; sie haben sie nicht nötig, weil sie an ihren Standorten immer mit fließendem Wasser versorgt werden. — Daraus folgt aber auch, daß es ein Irrtum ist, aus dem fast regelmäßigen Vorkommen leerer Gonidienhüllen im Lager der Kiesel Flechten auf ein parasitäres Verhältnis zwischen Flechtenhyphe und Algenzelle zu schließen. Die Entstehung der Nekralschichten, dieser Gemenge von inhaltsleeren Gonidien und Hyphen, ist nichts als ein besonderer Fall der im Pflanzenreich verbreiteten Erscheinung, die von Doflein<sup>1</sup> mit dem Namen »partieller Stoffwechseltod« belegt worden ist. In der Zone der lebenden Gonidien herrscht unzweifelhafte mutualistische Symbiose zwischen ihnen und den Umhüllungshyphen. Nachdem beide abgestorben sind, leisten sie als Wasserspeicher ersten Ranges dem weiter außen liegenden lebenden Teil der Flechte den wesentlichsten Dienst. — Die oben erwähnten Wasserflechten entbehren auch der Rinde und des dichten Häutchens, der beiden Organe, durch welche die Verdunstung herabgesetzt wird. Freilich ist deren Wirksamkeit nicht allzu groß; denn der Widerstand gegen die Abgabe der neu aufgenommenen Flüssigkeit und ebenso des

<sup>1</sup>) Doflein, Franz, Das Problem des Todes und der Unsterblichkeit bei den Pflanzen und Tieren. Jena. 1919.

stehenden Wasservorrats ist auch bei den Kieselflechten, denen beide Einrichtungen zukommen, geringer als bei den Kalkflechten. Für die endolithischen Kalkflechten ist demnach die Versenkung in den Kalk von höchstem Wert, weil dadurch ihre Fähigkeit, Wasser aufzunehmen und festzuhalten, gesteigert wird.

Das tägliche Leben der Krustenflechten gestaltet sich nach den vorliegenden Wägungen folgendermaßen: Bei klarem, reglosem Sommerwetter nehmen die Flechten nachts über viel Tau auf und geben diesen im Laufe jedes Vormittags wieder ab, bei direkter Bestrahlung bereits nach 2 Stunden, bei Beschattung erst nach etwa 4 Stunden. Geht man von der Vorraussetzung aus, daß die Flechten, sobald ihre Kurve auf der Nullinie angelangt ist, wegen Mangels an reichlicher Feuchtigkeit in die Trockenstarre versinken, so würden ihnen während solcher Zeiten nur die 2—4 ersten Vormittagsstunden zur Ausübung von assimilatorischer Tätigkeit verbleiben. — Sind sie dagegen durch Regen reichlicher mit Wasser versorgt worden, so kann bei direkter Bestrahlung ihre Kurve in 3—4 Stunden bis auf die Nullinie herabsinken, im Schatten behalten sie kleine Mengen des neu aufgenommenen Wassers bis zur letzten Abendstunde, bei regnerischer Witterung sogar größere Mengen mehrere Tage lang, so daß sie assimilieren können, solange die Sonne hinter den Wolken scheint.

Bei kühlerem Wetter, wie es in den letzten August- und Septembertagen geherrscht hat, verlieren (Kurventaf. 2, 3 und 4) nur die abgabefreudigsten Flechten (*Jonaspis Prevostii* u. a.) das neu aufgenommene Wasser gänzlich, bei direkter Bestrahlung in den ersten, bei Beschattung in den letzten Nachmittagsstunden; Flechten mit größerer Widerstandsfähigkeit gegen Verdunstung lassen ihre Kurve überhaupt nicht bis zur Nullinie herabsinken. Für den Früh- und Spätsommer, sowie für den Herbst kann man deshalb annehmen, daß die Krustenflechten assimilieren, solange sie vom Tageslicht getroffen werden. Als die Flechten *Gyalecta cupularis*, *Jonaspis Prevostii* und *Verrucaria calciseda* vom Abend des 2. bis zum Morgen des 6. September beständig an einer offenen Stelle des Gartens gelegen hatten, war ihre Kurve nie bis zur Nullinie herabgesunken, obwohl in der ersten Nacht gar kein Tau ge-

fallen war, in den 3 nächsten nur schwacher. Das Gegenstück hierzu veranschaulicht Tafel 1a: die Flechten *Amphoridium Hochstetteri* und *Verrucaria marmorea* waren vom 18.—23. August ununterbrochen auf der bedachten Veranda ausgelegt, während es nachtsüber mehrmals stark getaut hatte. Unter dem Verandadach haben sie sich nicht so stark abkühlen können, daß es auf ihnen zur Taubildung gekommen wäre; sie haben bloß dampfförmiges Wasser aufnehmen können und deshalb erheben sich ihre Kurven gar nicht oder nur wenig über die Nullinie, um alsbald wieder unter sie herabzusinken. Diese unnatürliche Bedingung ist in der Natur gegeben, wenn flechtenbewohnte Felsen oder Steinblöcke allmählich von Gebüsch oder Wald überwuchert werden. Die Krustenflechten fangen an zu kümmern und gehen schließlich ganz ein, nicht sowohl aus Mangel an Licht, sondern wegen unzureichender Versorgung mit Feuchtigkeit.

Dringend wünschenswert wäre es, wenn an physiologischen Instituten assimilatorische Versuche mit Krustenflechten durchgeführt würden, wofür sich *Diploschistes scruposus* (L.) mit seiner Varietät *bryophilus* Ehrh. wegen seines häufigen Vorkommens und seiner mächtigen Hyponekralschicht besonders gut eignen dürfte.

---

### Bedeutung der in den Kurventafeln 1, 1a und 4 über den Stunden- zahlen befindlichen Zeichen:

Wagrecht Strich = bedachter Teil der Veranda.

Wagrecht Strich mit herabgebogenen Enden = eines der Zimmer, früh bis 9 und mittags 11—2 Südzimmer, 2—4 oder 4½ Westzimmer, nach dieser Zeit Nordzimmer.

Nach oben offener Bogen = unbedachter Teil der Veranda.

a = abends. N = Nullinie. O = Wärmeschränkchen. R = Regen. T = starker Tau. t = schwacher Tau. W = künstliche Bewässerung.

Ganzes Sonnenbildchen = ununterbrochene direkte Bestrahlung von der voranstehenden Stundenzahl an.

Halbes Sonnenbildchen = direkte Bestrahlung ist zeitweise durch Wolken unterbrochen.

Bei der Schriftleitung sind hinterlegt: ein Heft mit Protokollen und Tabellen, Kurventafeln zu *Verrucaria calciseda* mit Kontrollkalk, zu *Aspicilia farinosa* mit Kontrollkalk, zu *Lecanora badia* aus Tirol und aus dem Erzgebirge (Juliversuche), zu *Lecidea fuscocinerea* mit *L. albocaerulescens* und zu *Aspicilia silvatica* mit *A. laevata*.

---



# Zur Elektrophysiologie der Berberisblüte.

Von

Kurt Stern.

Aus dem Institut für animalische Physiologie, Theodor Stern Haus,  
Frankfurt a. M.

Mit 3 Abbildungen im Text.

## I.

### Die polaren Erscheinungen.

In einer früheren Arbeit<sup>1</sup> habe ich Versuche über die elektrische Reizung von Berberisstaubfäden beschrieben. Gereizt wurde mit Kondensatorentladung bei niedriger und hoher Spannung. Bei niedriger Spannung (etwa 40 Volt.) wurden die Elektroden an die Spitze je eines Blütenblattes zweier Nachbarblüten angelegt und es ergab sich eine stärkere Reizwirkung an den Staubblättern derjenigen Blüte, welcher der Minuspol anlag, wenngleich die Polarität sehr wenig ausgesprochen war und oft auch das entgegengesetzte Verhalten beobachtet wurde. Bei hohen Spannungen wurden die Elektroden auf die Narben zweier Nachbarblüten gelegt und es ergab sich hier eine scharf ausgesprochene Pluspolarität, indem stets die Staubblätter der Blüte reagierten, deren Narbe der Pluspol anlag, während in der anderen kaum eine Reaktion auftrat. An diese Versuchsergebnisse wurde in diesem Jahre angeknüpft. Die Verwendung unpolarisierbarer Elektroden erwies sich aus Gründen, die im Abschnitt III, erörtert werden, als überflüssig. Statt ihrer wurden gewöhnliche Nadeln als Elektroden benutzt.

#### 1. Versuche mit Kondensatorentladung.

a) Versuchsanordnung. Während ich in Tübingen die Kondensatorreizungen dadurch bewirkte, daß ich den Kondensator durch die Pflanze hindurch auflud, habe ich in Frankfurt

<sup>1</sup>) Stern, K., Ber. d. d. bot. Ges. 1921. 39, 3.

den Kondensator durch die Pflanze entladen. Seine Pole wurden mit den mittleren Klemmen einer Wippe ohne Kreuz verbunden, deren rechte bzw. linke Klemmen je nach der Stellung des Bügels mit den Polen einer Gleichstromleitung bzw. den Elektroden an der Pflanze verbunden waren, so daß der Kondensator je nach der Stellung des Bügels aufgeladen bzw. durch die Pflanze entladen wurde (Abb. 1). Die Blütenessprosse standen in Erlenmeyerkölbchen in Leitungswasser und die Nadeln wurden an je ein Blütenblatt oder die Narbe zweier Nachbarblüten angelegt. Da indes durch Berührung mit Nachbarblüten bei Verwendung ganzer Blütenessprosse leicht Nebenschlüsse entstehen, die den Stromverlauf und die Reaktion stören, so wurde meist aus der Blütenessproßachse ein kleines Stück mit zwei Blüten herausgeschnitten und mittels Watte in ein durchbohrtes Korkplättchen gesteckt, das auf den Flüssigkeitsspiegel des Erlenmeyerkölbchens aufgesetzt wurde.

b) Ergebnisse. Bei den Versuchen, in denen die Elektroden den Kronenblättern anlagen, ergab sich bei Spannungen von

etwa 40 Volt wie in Tübingen eine sehr wenig ausgeprägte Minuspolarität, indem das Staubblatt zuckte, das demjenigen Kronenblatt anlag, zu dem die negative Elektrode führte, während in der anderen Blüte keine Reaktion auftrat. Sehr oft aber wurde auch Reaktion am Pluspol beobachtet, während am Minuspol kein Staubblatt zuckte. Bei hoher Spannung, etwa 240 Volt, trat meistens Reaktion an beiden Polen auf. Liegen die Elektroden den Narben zweier Nachbarblüten an, so tritt bei niedrigen Spannungen überhaupt keine Reaktion auf, bei hohen Spannungen etwa von 160 Volt an zucken einige oder alle Staubblätter in der Blüte, deren Narbe der Pluspol anliegt, während am negativen Pol keine Reaktion auftritt. Es handelt sich bei dieser Erscheinung nicht um eine Polarität, die nur dadurch vorgetäuscht wird, daß etwa in der

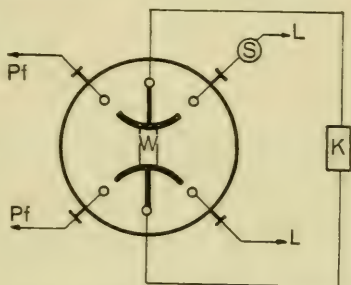


Abb. 1. W=Wippe, K=Kondensator, L=Leitung, Pf=zur Pflanze, S=Schlüssel.

einen Blüte die Stromdichte infolge des ja sicher nicht ganz symmetrischen Stromverlaufes unter der Schwelle bleibt, in der anderen über der Schwelle liegt, während bei gleicher Stromdichte die polare Wirkung verschwinden würde. Es liegt vielmehr zweifellos echte Polarität vor, verschiedene physiologische Wirkung von Kathode und Anode; das beweist nicht nur das völlig regelmäßige Auftreten der Reaktion am Pluspol, sofern man normale Blüten hat und sorgfältig darauf achtet, daß sich keine Stromschleifen bilden. Es wird schlagender noch bewiesen durch Reihenversuche an ein und demselben Blütenpaar. Hat die Reaktion nämlich stattgefunden und wartet man etwa 10 Minuten, bis die Staubblätter wieder völlig zurückgekrümmt und einige Minuten in dieser Lage geblieben sind, und polt um, so reagiert nunmehr die Blüte, die vorher in Ruhe geblieben ist und die vorher reagierende bleibt jetzt in Ruhe. Wartet man nun wieder 10 Minuten und reizt ohne umzupolen, so reagiert wieder dieselbe Blüte am Pluspol wie vor 10 Minuten, ein Beweis also, daß die Blüte durch vorangegangene Reizung nicht etwa in ihrer Reaktionsfähigkeit wesentlich beeinträchtigt ist. Die Reizschwelle liegt je nach der Frische der Blüte sehr verschieden. So erhält man bei 240 Volt mit frischen Blüten bei 0,01 Mf. die beschriebenen Reaktionen, bei Blüten, die bereits einen Tag vorher gepflückt waren, erwiesen sich 0,01 Mf. und 0,1 Mf. als völlig wirkungslos und erst bei 1 Mf. trat Reizung ein. Die Turgeszenz der Blüte spielt offenbar eine große Rolle, aber wohl sicher auch viele andere Faktoren. Bei gut reizbaren Blüten beobachtet man besonders bei hohen Kondensatorkapazitäten statt der polaren Reizung häufig bipolare. Die Versuche mit Gleichstrom und Induktionsschlägen zeigten mit voller Evidenz, daß bei Reizung kurz über der Reizschwelle stets unipolare Reaktion auftritt, bei stärkerer Reizung bipolare. Damit ist für die Berberisstaubblätter ein Verhalten gezeigt, das völlig mit dem von Bose für die Blattgelenkreaktionen der Sensitiven nachgewiesenen Verhalten übereinstimmt.

## 2. Versuche mit Gleichstrom.

a) Versuchsanordnung. Die Pole der 240 Volt-Gleichstromleitung waren an die Enden eines Ruhstratschen Schiebe-



widerstandes von  $3100\ \Omega$  angelegt und durch Abzweigung von dem verschiebbaren Kontakt konnten alle Spannungen von 0–240 Volt der Pflanze zugeführt werden. Die Spannung wurde an einem eingeschalteten Voltmeter abgelesen (Abb. 2).

b) Ergebnisse. Geht man nun, wenn z. B. die Elektroden wieder auf den Narben eines Blütenpaares liegen, durch Verschieben des Rheostatenkontaktes von niedrigen Spannungen, bei denen noch keine Reizung eintritt, höher, so zuckt zunächst ein Staubblatt in der Blüte an der Plus Elektrode, bei noch höherer Spannung immer mehr, schließlich auch die Staubblätter an der Minusblüte. Dabei müssen nicht gerade alle Staubblätter zuerst in der Plusblüte gezuckt haben, bevor in der Minusblüte die Zuckungen beginnen, sondern oft zuckt auch schon, wenn erst wenige Staubblätter in der Plusblüte gezuckt haben, das eine oder andere Staubblatt in der Minusblüte, ohne daß jedoch die deutlich stärkere Wirkung des Pluspols bei den schwächeren Reizen irgendwie verdeckt würde. Es ist für das geschilderte Verhalten ziemlich gleichgültig, ob man beim Vorgehen zu

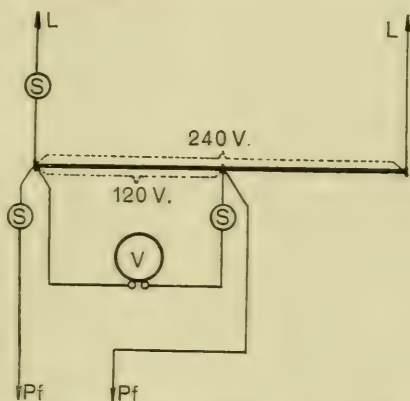


Abb. 2. L = Leitung, S = Schlüssel, V = Voltmeter, Pf = Pflanze.

höheren Spannungen jedesmal, wenn ein Staubblatt gezuckt hat, den Strom ausschaltet, wartet, bis die Krümmung zurückgegangen ist und nun erst wieder bei etwas höherer Spannung einschaltet oder ob man ohne auszuschalten die Spannung rasch immermehr wachsen läßt.

Ein recht interessantes Bild zeigt sich oft beim plötzlichen Anlegen von hohen Spannungen. Jetzt zucken sämtliche Staubblätter in beiden Blüten, aber die am Pluspol deutlich früher als die am Minuspol. Oft freilich ist dieser Zeitunterschied auch nicht merklich. Ferner wurden Versuche, bei denen die Nadeln gegenüberliegenden Kronenblättern einer Blüte oder eines Blütenpaares anlagen, ausgeführt und es ergab sich eine sehr

schlecht ausgeprägte Minuspolarität bei niedrigen Spannungen; bei hohen Spannungen trat Reaktion an beiden Polen auf. In meiner ersten Arbeit mußte ich noch die Frage offen lassen, ob es sich bei dem Auftreten von Minus- und Pluspolarität beim Anlegen der Elektroden an Kronenblätter bzw. Narben bei niedrigen bzw. hohen Spannungen um eine Umstimmung der Polarität mit steigender Spannung und demnach Stromstärke handelt, wie sie bei den Sensitiven von Bose und mir beobachtet wurde, oder aber, ob die verschiedene Polarität auf der Verschiedenheit des Auflagepunktes der Elektroden und demnach auf verschiedenem Stromverlauf im Staubblatt beruht. Die diesjährigen Versuche beweisen, daß die erste Annahme nicht zulässig ist. Die Pluspolarität tritt ja bei Anlegen der Nadeln auf die Narben eines Blütenpaares an der Reizschwelle auf, und die hohe Spannung, die zur Erreichung der Zuckung notwendig ist, ist im Gegensatz zu den niedrigen, bei der sich die Minuspolarität zeigt, offenbar nur Folge entweder des höheren Widerstandes des Pflanzengewebes oder der geringeren Stromdichte im reizbaren Organ oder beider Faktoren bei dieser Versuchsanordnung. Die Verschiedenheit der Polarität aber muß auf verschiedenem Stromverlauf in beiden Versuchsanordnungen beruhen. Ich hoffe im nächsten Jahre diese Frage endgültig klären zu können und will nur bemerken, daß es nach dem ganzen Bau der Blüte wahrscheinlich ist, daß die Berberisstaubblätter anodische Polarität zeigen, d. h., daß bei polarer Reaktion der Eintritt des Stromes in das reizbare Gewebe stärker reizt als sein Austritt.

### 3. Versuche mit Induktionsschlägen.

a) Versuchsanordnung. Drei parallel-geschaltete Akkumulatoren von je 2,1 Volt, ein Ampèremeter, ein Schiebewiderstand und ein Quecksilberschlüssel werden in den primären Stromkreis eines Funkeninduktors hintereinander geschaltet. Durch Variieren des Widerstandes konnte die meßbare Stromstärke im primären Stromkreis zwischen  $1 \cdot 10^{-3}$  Amp. (untere Grenze des Meßbereichs des Ampèremeters) und einigen Amp. verändert werden. In den sekundären Kreis war ein Quecksilberschlüssel und eine Wippe, sowie die Elektroden mit den

zu reizenden Blüten eingeschaltet (Abb. 3). Der Schlüssel diente als Kurzschlußschlüssel zum Abblenden des Öffnungs- bzw. Schließungsschlages, indem bei geschlossenem Schlüssel der Öffnungs- bzw. Schließungsschlag wesentlich durch den Schlüssel ging, infolge seines geringen Widerstandes, bei offenem durch die Pflanze. Die Wippe dient dazu, um gleichgerichtete Schließungs- und Öffnungsschläge zu erzielen. Die Leitungen des sekundären Kreises waren durch Führen über Glasstäbe und -platten von der Berührung mit Metall und Holz isoliert.

Bei der ersten Versuchsreihe wurden die Elektroden an die Spitzen zweier gegenüberliegenden Kronenblätter einer Blüte angelegt, bei der zweiten an die Narben zweier Nachbarblüten. Es wurde nun zunächst gereizt mit unterschwelligen Schlägen, indem die Stromstärke im primären Kreis möglichst niedrig gehalten wurde, z. B. 0,05 Amp. Nach jedem Schließungsschlag, bei dem also zunächst noch keine Reaktion erfolgte, wurde zwei Minuten ge-

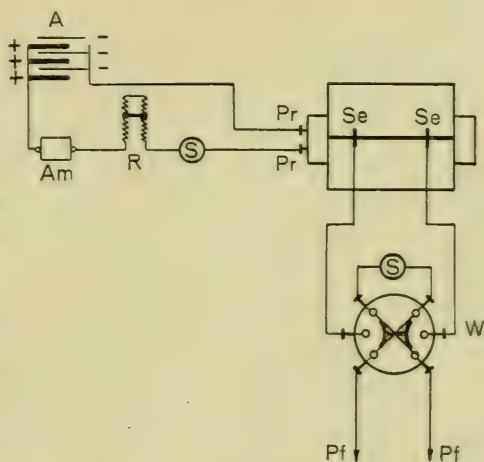


Abb. 3. A = Akkumulator, Am = Amperemeter, R = Widerstand, S = Schlüssel, Pr = primäre Spule, Se = sek. Spule, W = Wippe, Pf = zur Pflanze.

wartet und nun mit einer um 0,05 Amp. höheren Stromstärke im primären Kreis gereizt. Nach jeder eingetretenen Reaktion wurde zehn Minuten gewartet und nun ebenso für die Öffnungsschläge die Reizschwelle durch allmähliche Steigerung der Stromstärke im primären Kreis erreicht.

Die Ausführung der Versuche besteht in folgenden Handhabungen. Zunächst wird bei geschlossenem Kurzschlußschlüssel im sekundären Kreis durch Schließen des Schlüssels im primären Kreis und Verschieben des Rheostatenkontaktes eine gewünschte Stromstärke im primären Stromkreis hergestellt. Dann wird



zuerst der primäre Kreis geöffnet, darauf der Kurzschlußschlüssel im sekundären Kreis. Nunmehr wird der primäre Kreis wieder geschlossen, so daß der — bei der gewünschten Stromstärke im primären Kreis — entstehende Schließungsschlag im sekundären Kreis durch die Pflanze geht. Nun wird wieder der Kurzschlußschlüssel geschlossen, darauf im primären Stromkreis die 0,05 Amp. höhere Stromstärke eingestellt, primärer Kreis, nachher Kurzschlußschlüssel geöffnet, gereizt und so fort. Ist man mit den Schließungsschlägen bis zu der gewünschten Stärke gekommen, so wird nunmehr die Wippe im sekundären Kreis umgelegt und es werden in der entsprechenden Weise unter Abblendung der Schließungsschläge die Öffnungsschläge in entsprechender Stärke angewandt, die infolge des Umlegens der Wippe den Schließungsschlägen gleichgerichtet sind. Die Polbestimmung erfolgte, indem auf ein mit Knopscher Lösung befeuchtetes Stück Phenolphthaleinpapier im Abstand von wenigen Millimetern die Nadeln aufgelegt und einige gleichgerichtete Schläge bei 1,5 Amp. im primären Kreis rasch nacheinander durchgeschickt wurden. An einer Nadel tritt ein roter Fleck auf und zeigt die Kathode an.

b) Ergebnisse. Auch hier zuckt bei der ersten Versuchsanordnung — Elektroden an den Kronenblättern — in einer überwiegenden Zahl der Fälle ein Staubblatt am Minuspol, doch auch hier ist wie beim Gleichstrom und Kondensatorentladung die Polarität sehr wenig ausgesprochen und sehr oft auch das entgegengesetzte Verhalten zu beobachten. Bei stärkeren Reizungen reagieren sowohl bei Schließung wie Öffnung die Staubblätter an beiden Polen, außerdem noch dazwischenliegende Staubblätter. Bei der zweiten Versuchsanordnung — Elektroden auf den Narben — reagieren bei schwachem Reizen die Staubblätter am Pluspol, am Minuspol keine Reaktion. Bei stärkeren Reizen reagieren die Staubblätter an beiden Polen und zwar sind Übergänge zwischen ausgesprochen unipolarer und bipolarer Reaktion zu beobachten. Man kann nämlich bei nicht zu starken Reizen häufig beobachten, besonders bei der Schließungszuckung, wie zuerst am Pluspol und nach etwa einer halben Sekunde auch am Minuspol die Reaktion auftritt, während bei sehr starken Reizen ein Zeitunterschied zwischen Latenzzeit am Plus-

und Minuspol nicht mehr auftritt. Einige Versuchsprotokolle der zweiten Versuchsanordnung mögen die geschilderten Verhältnisse erläutern: Es bedeutet in den folgenden Tabellen Amp. = Stromstärke im primären Stromkreis in Amp., S = Schließungsschlag, Ö = Öffnungsschlag, die Zahlen unter S und Ö die Zahlen der reagierenden Staubblätter, + am + Pol. — am — Pol.

Amp.	S.	Ö.
I. 0,15 0,45	o o	o + alle, — o
II. 0,3—0,5 0,55 nach 10 Min. 0,5 0,55	o + alle, — o	o  + 1, — o + 3, — o
III. 0,5 nach 10 Min. 0,5 0,6	+ alle, — o	+ 1, — o + alle, — o
IV. 0,4	o	+ alle, — o
V. 1,5 1,5	+ alle, — alle später	+ alle, — alle gleichzeitig
VI. 1,5 1,5	+ alle, — alle gleichzeitig	+ alle, — alle gleichzeitig
VII. 2 2	+ alle, — alle später	+ alle, — alle gleichzeitig
VIII. 2,5 nach 15 Min. 2,5	+ alle, — alle gleichzeitig	+ alle, — alle gleichzeitig
IX. 2,5 nach 15 Min. 2,5	+ alle, — alle gleichzeitig	+ alle, — alle gleichzeitig

## II.

## Die verschiedene Wirkung von Öffnungs- und Schließungsschlag und der Fleischlekt.

Schon die eben beschriebenen Versuche über die polare Wirkung von Induktionsschlägen lassen eine stärkere Wirkung des Öffnungsschlages erkennen. Besonders deutlich wird aber dieser Unterschied, wenn man eine Elektrode der Narbe, die

andere dem Blütenstiel einer Blüte anlegt. Öffnungs- und Schließungsschläge sind gleichgerichtet. Es bedeutet N + (N —) Pluselektrode (Minuselektrode) auf der Narbe, St + (St —) Pluselektrode (Minuselektrode) am Blütenstiel.

Amp.	S.	Ö.	Amp.	S.	Ö.
I. N +, St — 0,3	0	1	II. N —, St + 0,5	0	0.
„ 0,4	0	2	„ 0,8	0	1
„ 0,45	0	4	„ 1,3	0	alle
„ 0,5	0	4	„ 3,2	0	(0)
„ 0,6	0	5	III. N +, St — 0,3	0	alle
„ 0,8	0	4	N —, St + 0,3	0	alle
„ 2,0	0	alle			

Die Zeit zwischen zwei Reizungen betrug stets zehn Minuten. Im Versuch II bei 3,2 Amp. wurden durch die hohe Stromstärke die Staubblätter reaktionsunfähig auch gegen mechanische Reize. Nach einer Stunde war die Reaktionsfähigkeit wieder-gekehrt. Man ersieht aus dem Protokoll außer dem großen Unterschied in der Wirksamkeit von Schließungs- und Öffnungsschlag auch deutlich, wie mit wachsender Elektrizitätsmenge die Stärke der Reaktion steigt, indem bei kleinen schwachen Reizen nur ein, bei starken Reizen alle Staubblätter der gereizten Blüten zucken. Solange die Kutikula an den Elektroden unverletzt ist, ist es bei dieser Versuchsanordnung überhaupt schwer, eine Schließungszuckung zu erhalten, sowie man aber die Nadel durch die Kutikula der Narbe, des Blütenstieles oder beider hindurch bohrt, erhält man leicht Schließungszuckungen, und man kann gleichzeitig beobachten, wie das Verhältnis zwischen der für Reizung mit Schließungs- und Öffnungsschlag im primären Stromkreis erforderlichen Stromstärke, das früher einen sehr großen Wert hatte, bedeutend kleiner wird, der Unterschied der Reizwirkung von Schließungs- und Öffnungsschlag sich also sehr vermindert.

Am.	I.	II.	III.	
S. 0,5	1 Stbl.	3 Stbl.	3 Stbl.	Bei diesen Versuchen war der Blütenstiel durch die — Elektrode durchstochen
Ö. 0,5	2 „	6 „	6 „	

Um einen besseren Einblick in die Ursachen des geschilderten Verhaltens zu gewinnen, wurden nunmehr entsprechende Versuche gemacht, bei denen aber gleichzeitig die durch die Blüten



hindurchgegangenen Elektrizitätsmengen mit einem ballistischen Galvanometer relativ gemessen wurden. Im primären Kreis 1 Amp., l. = links, r. = rechts.

I. Eine Elektrode auf der Narbe, eine am Stiel einer Blüte				II. Die Elektroden auf den Narben eines Blütenpaares			
		Skalenteile der Galvano- meterskala	Zahl der reagierenden Stbl.		Skalenteile der Galvano- meterskala	Zahl der reagierenden Stbl.	
S.	N +, St —	1	1	S.	l. N +, r. N —	2	l. 2, r. 1
S.	N —, St +	0,5	0	S.	r. N +, l. N —	2	l. 1, r. 2
Ö.	N +, St —	5	3	Ö.	l. N +, r. N —	6	l. 6, r. 6
Ö.	N —, St +	6	3	Ö.	r. N +, l. N —	5,5	l. 6, r. 6

Man ersieht aus den Versuchen, daß nicht nur die Reizwirkung, sondern auch die durchgegangene Elektrizitätsmenge größer ist beim Öffnungsschlag; wenn man dagegen die Elektroden, ohne Gewebe dazwischen zu schalten, kurz schließt, so ist der Ausschlag des Galvanometers bei Schließung und Öffnung gleich. Wie der Unterschied der Reizwirkung von Schließungs- und Öffnungsschlag geringer wird bei Durchbohrung der Kutikula, so wird auch der Unterschied der hindurchgegangenen Elektrizitätsmengen geringer. Dies zeigen folgende Versuche, in denen beide Elektroden durch die Kutikula gestochen waren.

I. Eine Elektrode durch die Narbe, eine durch den Stiel gestochen				II. Die Elektroden durch die Narben eines Blütenpaares gestochen			
		Skalenteile der Galvano- meterskala	Zahl der reagierenden Stbl.		Skalenteile der Galvano- meterskala	Zahl der reagierenden Stbl.	
S.	N +, St —	7	6	S.	l. N +, r. N —	3,5	l. 6, r. 2
S.	N —, St +	4	0	S.	r. N +, l. N —	3,5	l. 2, r. 3
Ö.	N +, St —	9	6	Ö.	l. N +, r. N —	5	l. 6, r. 6
Ö.	N —, St +	7	3	Ö.	r. N +, l. N —	5	l. 6, r. 6

Die geringere Wirkung des Schließungsschlages gegenüber dem Öffnungsschlage, die die Berberisstaubblätter zeigen, ist auch vom tierischen Nerven und gestreiftem Muskel her bekannt. Ebenso ist für tierische Objekte nachgewiesen, daß die hindurchgehende Elektrizitätsmenge beim Schließungsschlag kleiner ist als beim Öffnungsschlag. Es ist der sogenannte Fleischleffekt<sup>1</sup>. Seine Ursachen sind noch nicht völlig aufge-

<sup>1</sup>) Nagels Handbuch der Physiologie. 1909. 4, 919. — Fleischl, E., Gesammelte Abhandlungen. Leipzig. 1893. — Stern, K. Pflügers Arch. 1922.

klärt. Ich will deshalb auch hier nicht näher auf die Deutung der beobachteten Tatsachen eingehen und nur erwähnen, daß ich sowohl an anderen Bewegungsorganen, z. B. Mimosengelenken, wie auch an beliebigen Pflanzenteilen diesen Effekt gefunden und studiert habe.

### III.

#### Über Reaktionsfähigkeit und Reizleitung in der Berberisblüte.

Für die Deutung der geschilderten Versuche war es von grundlegender Bedeutung, die Frage zu beantworten: Findet die Erregung an den Berührungspunkten der Nadeln mit den Narben bzw. Kronenblättern statt und wird sie von dort nach den Staubblattgelenken geleitet oder muß der elektrische Strom, um Reizbewegungen auszulösen, das reagierende Gelenk selbst durchströmen? Daß letztere Annahme richtig ist und daß bei den Berberisstaubblättern wie für den mechanischen auch für den elektrischen Reiz keine Reizleitung stattfindet, zeigen Versuche, in denen beide Elektroden an zwei gegenüberliegenden Stellen einer Narbe oder eines Kronenblattes angelegt wurden. Es trat nämlich auch bei den höchsten Stromstärken, bei denen sich bereits starke Verbrennungserscheinungen zeigten, keine Erregung ein. Da wir aber aus den vorher geschilderten Versuchen wissen, daß bei hohen Stromstärken beide Pole erregend wirken, ein Ausbleiben der Reaktion also nicht etwa auf eine etwaige depressive Wirkung eines Poles zurückgeführt werden kann, so folgt, daß die erste Möglichkeit nicht verwirklicht ist. Auch konnten beide Nadeln in den Griffel eingestochen werden, ohne daß Erregung stattfand; erst wenn starke Verbrennungserscheinungen hierbei auftraten, konnte hin und wieder eine Reaktion beobachtet werden, die aber offenbar auf thermischer oder traumatischer Reizung beruht oder auf der Bildung von Stromschleifen, die durch das Staubblattgelenk fließen, so daß auch in diesem Falle direkte Reizung des Staubblattgelenkes stattfindet. Ebenso wenig ist Reizleitung zu erzielen, wenn man die Nadel in den Blütenstiel sticht und starke Induktionsschläge oder Gleichströme durchsendet. Nimmt man noch hinzu, daß auch Tröpfchen konzentrierter Lauge oder Säure auf die Narben oder Kronenblätter gebracht, keine Reaktionen der Staubblätter auslösen, so folgt aus dem Gesagten ohne weiteres die Be-

rechtiung der Verwendung polarisierbarer Elektroden bei den beschriebenen Versuchen.

Da also keine Reizleitung stattfindet, so ist die Reaktion abhängig von der Stärke der Erregung im reagierenden Gelenk selbst. Wenn man aber mit Nernst die primäre Ursache der elektrischen Reizung in Konzentrationsänderungen an den Protoplasmamembranen der reizbaren Zellen sieht, so hat man die Größe dieser Erregung *ceteris paribus* der Stromdichte — Stromstärke pro Querschnittseinheit — im Gelenk gleichzusetzen. Daß in der Tat die angelegte Spannung als solche ganz gleichgültig für die Größe der Erregung ist, geht ja ohne weiteres aus den Gleichstromversuchen hervor, in denen sich ergab, daß bei offenbar gleicher Reizempfindlichkeit die Reizschwelle bald bei 30 Volt, bald bei 200 Volt liegt. Je größer der Widerstand des zwischen den Elektroden befindlichen Gewebes, um so geringer ist ja bei gleicher Spannung die Stromstärke und umgekehrt muß man um so höher mit der Spannung hinaufgehen, um gleiche Stromstärke zu erzielen (Ohmsches Gesetz  $I = \frac{V}{W}$ ). Aber

auch bei galvanometrisch gleicher Stromstärke wird man bei verschiedener Versuchsanordnung, selbst bei gleicher Empfindlichkeit der reagierenden Organe, keineswegs gleichen Reizeffekt erwarten dürfen. Denn je nach der Versuchsanordnung wird ja ein verschiedener Anteil des Stromes durch die Gelenke und durch die nicht reizbaren Teile gehen und demnach die Stromdichte in den reizbaren Organen ganz verschieden sein. Aus diesen Erwägungen heraus erklärt sich auch das wiederholt hervorgehobene äußerst unregelmäßige polare Reagieren der Staubblätter speziell bei Anliegen der Elektroden an den Kronenblättern. Bei dieser Versuchsanordnung geht natürlich stets ein Teil des Stromes durch die Kronenblätter, ein Teil durch die Staubblätter und die verschiedenen Kontakt- und Größenverhältnisse der Kronenblätter werden sehr viel leichter zu Unregelmäßigkeiten im Stromverlauf Veranlassung geben, als dies bei Anliegen der Elektroden auf den Narben der Fall sein dürfte. Ebenso wird auch der Umstand, daß bei irgendeiner Versuchsanordnung mit steigender Reizung zunächst nur ein, dann mehrere bis alle Staubblätter reagieren, darauf zurück-



zuführen sein, daß bei schwachen Reizungen infolge der Ungleichheit des Stromverlaufes in den einen Staubblättern bereits die Stromdichte ihren Schwellenwert überschritten hat, in den anderen noch nicht, während bei starker Reizung überall die Reizschwelle überschritten ist. Diesem Moment gegenüber dürfen die Unterschiede in der Reizbarkeit der einzelnen Staubblätter einer Blüte nur von geringer Bedeutung sein.

Über die Reaktionsfähigkeit der Staubblätter ist bereits bemerkt worden, daß je nach den äußeren und inneren Bedingungen die Reizschwelle einen sehr verschiedenen Wert hat. Welche Blüten reagieren viel schlechter als voll turgeszente und erholen sich auch viel langsamer. Auch das Alter der Blüte spielt eine Rolle. In älteren Blüten fehlt den Staubblättern ebenfalls die Fähigkeit, sich schnell und häufig zurückzukrümmen, und auch die Reizbarkeit ist oft stark herabgesetzt. Durch wiederholte Reizungen wird jede Blüte ermüdet; es wachsen die Zeiten, innerhalb deren sich die Staubblätter zurückkrümmen und erholen und es wachsen die Elektrizitätsmengen, die zur Erzielung einer Reizung notwendig sind. Im einzelnen wurden die Änderungen der Reaktionsfähigkeit noch nicht genauer untersucht. Es sei nur erwähnt, daß in den Staubblättern, in denen bei Reizung keine Reaktion stattgefunden hat, die Erregbarkeit oft stark gesteigert ist. So wurde z. B. bei den Versuchen, in denen die Pluspolarität gezeigt wurde, oft beobachtet, wie nach mehreren Sekunden am Minuspol, der nicht reagiert hatte, schließlich ein Staubblatt zuckte, sei es infolge eines nicht beobachtbaren, also sehr kleinen äußeren Anstoßes, sei es infolge einer kleinen inneren Schwankung, die bei ungereizten Berberitzen jedoch unter gewöhnlichen Verhältnissen nie zu einer Reaktion führt. Durch sehr starke Reize wird die Reaktionsfähigkeit der Staubblätter auf Stunden gelähmt, z. B. durch 4 Amp. im primären Stromkreis bei meiner Versuchsanordnung. Dabei kommt es entweder zunächst zu einer Zuckung, die zurückgeht, ohne daß das Staubblatt in der nächsten Zeit seine Reaktionsfähigkeit auch für mechanische und chemische Reize wiedererlangte, oder es kommt zu einer Lähmung, ohne daß überhaupt eine sichtbare Reaktion stattfindet. In allen Fällen ist die Lage solcher betäubter Staub-

blätter die Ruhelage, nicht die Reizlage. Dies ist übrigens auch der Fall bei Blüten, deren Staubblätter durch Amputation von Kelch- und Kronenblättern usw. die Reizbarkeit verloren haben, ja sie scheinen noch weiter vom Griffel weggekrümmt zu sein als im Ruhezustande.

Man kann je nach dem Reizbarkeitszustande und der Reizstärke verschieden starke Reaktionen beobachten und zwar sowohl in bezug auf die Zahl der reagierenden Staubblätter, als in bezug auf die Amplitude der Bewegung eines einzelnen Staubblattes. Die Reaktionen der Berberisstaubblätter gehören also nicht — zum mindesten nicht unter allen Umständen — zum Typus der *„alles oder nichts“* Reaktionen, ebensowenig wie die Reaktionen der Mimosengelenke, für die Brunn und Bose<sup>1</sup> gezeigt haben, wie mit wachsender Reizstärke auch die Amplitude der Bewegung wächst. Auch das Berberisstaubblatt erreicht bei schwacher Reizung oft nicht den Griffel, während dasselbe Staubblatt bei starker Reizung mit Wucht gegen den Griffel aufprallt. Schließlich sei noch erwähnt, daß die Zuckungsbewegungen der Berberitzenblüten durchaus nicht nur auf die Staubblätter beschränkt sind, sondern, daß auch die Kronenblätter, besonders bei starker Reizung, nach innen schnellen, und zwar nicht etwa infolge von mechanischer Mitnahme durch den oberen Teil der reagierenden Staubblätter, wovon man sich bei näherer Beobachtung leicht überzeugen kann, sondern offenbar infolge der Gemeinsamkeit des basalen Teiles von Staub- und Kronenblättern und der dort stattfindenden Turgeszenzveränderungen.

### **Zusammenfassung der Resultate.**

1. Kondensatorentladungen, Gleichstrom und Induktionsschläge geben bei Reizungen, die wenig über der Reizschwelle liegen, unipolare Reaktionen der Berberisstaubblätter, bei starken Reizen bipolare Reaktionen. Bei den unipolaren Reaktionen scheint die physiologische Anode die Reaktion zu veranlassen.

2. Bei gleicher Stromstärke im primären Kreis sind Öffnungsschläge wirksamer als Schließungsschläge. Bei unverletzter

<sup>1</sup>) Brunn, Cohns Beiträge zur Biologie. IX. 1909. — Bose, Ch., *Researche on Irritability of Plants*. London. 1913. Über *„alles oder nichts“*, Gesetz vgl. Verworn, M., *Erregung und Lähmung*. Jena. 1914.

Kutikula ist der Unterschied der Wirksamkeit größer als bei verletzter. Beim Öffnungsschlag geht eine größere Elektrizitätsmenge durch die Blüten als beim Schließungsschlag (Fleischleffekt). Bei unverletzter Kutikula ist der Unterschied der durchgehenden Elektrizitätsmengen größer als bei verletzter.

3. Reizleitung findet für elektrische und chemische Reize ebensowenig statt wie für mechanische.

4. Schwache Reize bewirken submaximale Reaktionen, sehr starke stundenlang anhaltende reversible »Lähmung« mit oder ohne vorangehende Reaktion, wiederholte Reizung ruft »Ermüdung« hervor.

5. Auf starke Reizung hin führen die Kronenblätter entsprechende Zuckungsbewegungen aus wie die Staubblätter.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden ausgeführt im Institut für animalische Physiologie Frankfurt am Main. Herrn Professor Bethe spreche ich für die Überlassung der technischen Hilfsmittel, ihm und Herrn Dr. Steinhausen für Unterstützung mit Rat und Tat meinen besten Dank aus.





## Besprechungen.

### Zollikofer, Clara, Über die tropistische Wirkung von rotem Licht auf Dunkelpflanzen von *Avena sativa*.

Proceedings Kon. Akad. van Wetsch. Amsterdam. 1920. 23, 577—584.

Die Verf.n hat sich die Frage vorgelegt, ob es richtig ist, daß in rotem Licht, das man bekanntlich meist zur Beobachtung lichtempfindlicher Pflanzen verwendet, weder Photowachstumsreaktionen noch phototropische Krümmungen zustande kommen. Über entsprechende Versuche mit einer 100kerzigen Metallfadenlampe und sehr dunkler Rubin-überfangbirne, die spektroskopisch geprüft war (Lichtstärke der Lampe 0,08 HK), an den Koleoptilen von *Avena sativa* berichtet sie in der vorliegenden kleinen Abhandlung. Festgestellt werden sollten diejenigen Lichtmengen, die keine Reaktionen mehr ergeben. Es zeigte sich nun überraschenderweise, daß selbst außerordentlich kleine Mengen roten Lichtes, nämlich schon 20—50 MKS, eine ausgesprochene Photowachstumsreaktion hervorrufen: der Belichtung folgte ein Ansteigen des Wachstums mit einem Maximum nach etwa 9 Minuten, das durch eine Wachstumsverminderung mit einem Minimum nach 20—20 Minuten abgelöst wurde. Die ganze Reaktion dauerte etwa eine Stunde. Das Maximum überstieg das Mittel um etwa 27<sup>0</sup>/<sub>0</sub>; das Minimum betrug etwa 66<sup>0</sup>/<sub>0</sub> der Anfangsgeschwindigkeit. Die Schwankungen blieben also in viel engeren Grenzen und verliefen in kürzeren Zeiten, als von Sierp bei Belichtung mit kleinen Intensitäten weißen Lichtes beobachtet worden war. Wiederholten sich die Belichtungen mit dem schwachen roten Lichte in kürzeren Abständen, so wurde allmählich eine bestimmte Höhe der Lichtstimmung erreicht, die sich in einer verminderten Lichtempfindlichkeit äußerte.

Aber auch tropistisch war so schwaches rotes Licht wirksam; noch bei 15—30 MKS wurden ausgesprochene tropistische Krümmungen beobachtet. Der Schwellenwert für makroskopisch sichtbare Reaktion dürfte nach der Verf.n sogar bei 8—10 MKS liegen, da selbst bei dieser Lichtmenge noch schwache Krümmungen oder Spitzenasymmetrien zustande kamen. Die Reaktion bestand immer aus aufeinanderfolgenden positiven und negativen Phasen: nach 15—20 Minuten setzte die erste

positive Krümmung ein; ihr folgte stets eine negative Asymmetrie mit einem Höhepunkt 30—40 Minuten nach Reizungsbeginn, darauf wiederum eine positive Krümmung 60—70 Minuten nach Beginn der Induktion. 80—100 Minuten nach dem Anfang der Reizung setzte alsdann die autotropische Ausgleichung ein. Selbst bei ganz schwachem Lichte blieb die negative Krümmung nicht aus.

Die Verf.n hebt hervor, daß ihre Versuche für die Richtigkeit der Blaauwschen Hypothese des Phototropismus sprechen. Jedenfalls zeigen sie, wie ungemein vorsichtig man auch mit der Verwendung von rotem Lichte zum Zwecke von Ablesungen sein muß und wie leicht man dabei unliebsamen Fehlern zum Opfer fallen kann und jedenfalls wohl auch schon gefallen ist.

H. Fitting.

**Henrici, M.**, Zweigipflige Assimilationskurven. Mit spezieller Berücksichtigung der Photosynthese von alpinen phanerogamen Schattenpflanzen und Flechten.

Verh. d. Naturf. Ges. Basel. 1921. 32, 107—171.

Die Ökologie der Alpenpflanzen wurde vorwiegend vergleichend-anatomisch behandelt. Vergleichenden Studien aus älterer Zeit von Bonnier über physiologische Prozesse wie Atmung, Assimilation und Transpiration haftet der Nachteil an, daß sie den Einfluß des eigentlichen alpinen Klimas (über 1800 bis 2300 m) nicht berücksichtigen. Man kannte also auch von der Ökologie der Photosynthese eigentlich nur das Verhältnis von Ebenen- zu subalpinen Pflanzen. Hier setzen die Versuche der Verf.n ein.

In einer früheren Arbeit (1918) wurden in drei verschiedenen Höhenlagen: 276, 1709 und 2456 m (Ebenen-, subalpiner und alpiner Station) Chlorophyllgehalt und  $\text{CO}_2$ -Assimilation vergleichend untersucht. Schon dabei ergaben sich bemerkenswerte Unterschiede. Es sei nur an den bedeutend geringeren Chlorophyllgehalt der alpinen Exemplare von Wiesenpflanzen gegenüber den Ebenenindividuen erinnert. Im ganzen zeigte sich auch physiologisch ein ausgesprochener Sonnenpflanzencharakter bei den Individuen von der Alpwiese gegenüber denen aus der Ebene.

Die neueste Arbeit baut auf diesen Ergebnissen weiter. Benutzt wird eine verbesserte Kreußlersche Absorptionsmethode. Die Pflanzen stammen meist aus der Umgebung von Muottas Muraigl im Oberengadin (zirka 2500 m). Experimentiert wurde teils im alpinen Laboratorium von Prof. Senn auf Muottas Muraigl, teils (unter konstanten oder genau kontrollierbaren Bedingungen) im botanischen Institut zu Basel. Zwei Fragen beschäftigen die Verf.n zunächst.

1. Existiert entsprechend dem von Lohr angegebenen Optimum der Meereshöhe für den Blattbau auch ein solches für die Blattfunktion, d. h. verhalten sich Vertreter der Gipfflora (um 3000 m) gegenüber den Individuen der alpinen Wiese (um 2500 m), die ihrerseits gegen die Ebenenindividuen Sonnenpflanzen sind, physiologisch wieder als Schattenpflanzen?

2. Stimmt die  $\text{CO}_2$ -Assimilation alpiner Schattenpflanzen mit der von Ebenenschattenpflanzen überein, ist sie hier bei Schattenblättern geringer als bei entsprechenden Sonnenblättern?

Wird die Assimilation als Funktion der Lichtintensität, also bei konstanter Temperatur ermittelt, so ergibt die graphische Darstellung eine zweigipflige Kurve. Dasselbe ist der Fall, wenn der Einfluß der Temperatur bei konstantem Licht geprüft wird, wenigstens sobald man im Winter, bei schwachem Licht, arbeitet. Das Auftreten zweigipfliger Assimilationskurven widersprach so sehr den bisherigen Erfahrungen, daß die Bedingungen ihrer Bildung näher untersucht werden mußten. Eine Handhabe bot die modifizierende Wirkung verschieden langer, vorausgehender Verdunklung der Versuchspflanzen. Das schien für eine Abhängigkeit der Kurve vom Vorhandensein oder Fehlen von Assimilationsprodukten zu sprechen. Bei der chemischen Prüfung auf Kohlehydrate erwiesen sich die Blätter sämtlicher im Herbst und Winter verwendeten Pflanzen völlig stärkefrei, dagegen reich an reduzierenden Zuckern. Die Vermutung, es werde im Experiment bei höherer als der im Freien herrschenden Temperatur Stärke gebildet und diese bestimme den Kurvenverlauf, wird experimentell bestätigt. Vom Schwellenwert bis zum ersten Optimum wird niemals Stärke gebildet, ihre Bildung setzt aber gleich nach diesem Punkt ein und soll die Assimilation — wahrscheinlich durch Inaktivierung der Chloroplasten — zunächst hemmen. Erst bei höherer Temperatur oder Lichtintensität werde diese Hemmung überwunden; dadurch soll der zweite Maximalwert, das bisher ausschließlich bekannte Optimum, zustandekommen.

Ist diese Auffassung richtig, dann müssen habituelle „Zuckerblätter“ immer nur eingipflige Kurven liefern; infolge künstlicher Zuckerezufuhr mit Stärke vollgepipropfte Blätter dürfen höchstens sehr schwach zweigipflige Kurven ergeben. Entsprechende Versuche mit *Galanthus nivalis* und einer zwei Tage lang im Dunkeln mit 10% Rohrzucker ernährten stärkereichen *Bellis*pflanze entsprachen der Voraussetzung. Ebenso scheint ein Vergleich zwischen stärkefreien Winter- und stärkereichen Sommerblättern, wie auch die Kurve ausgehungelter Pflanzen die Auffassung der Verf.n zu bestätigen. Im Sommer bekommt man in



der Ebene nur eingipflige Kurven, weil schon vor dem Versuch Stärke gebildet wurde. Entstärkung durch lange Verdunklung lieferte die theoretisch erwartete zweigipflige Kurve infolge Stärkebildung während des Versuches.

Der II. Abschnitt der Arbeit enthält eine Fülle spezieller Resultate über den Einfluß der Lichtintensität, der Temperatur, der spezifischen Assimilationsenergie alpiner Schattenpflanzen nebst biologischen Betrachtungen. Es ist schwer, in einem Referat dieser inhaltsreichen Arbeit gerecht zu werden. Nur einige besonders wichtige Punkte seien hervorgehoben.

Auch bei der alpinen Schattenpflanze ist der Lichtschwellenwert sehr niedrig (75 Lux). Ihr Lichtoptimum liegt in schwachem oder höchstens mittelstarkem Licht (400—2000 Lux). Die Gipfelpflanzen sind assimilatorisch durchaus Sonnenpflanzen und der Lichtintensität ihres Standortes angepaßt. Sowohl Schwellenwert wie Optimum liegen sehr hoch. Ebenso erklärt sich der ungewöhnlich tiefe Temperaturschwellenwert (angeblich bis  $-15^{\circ}$  trotz Eisbildung!) und das niedrige Temperaturoptimum (zwischen  $8$  und  $15^{\circ}$ ) aus den Standortbedingungen. In besonderen Fällen ist dieses auffallende Optimum das einzige sichere physiologische Kriterium für die Alpenschattenpflanze. Übrigens kann dieses anatomisch gelegentlich sogar mit dem Sonnenblattcharakter verbunden sein! Die physiologische Paravariante darf also nicht ohne weiteres aus dem Blattbau abgeleitet werden, eine Beobachtung, die vielleicht auch bezüglich der Transpiration, und außerhalb der Alpenflora, Beachtung verdiente.

Der III. Abschnitt ist den Flechten gewidmet. Zwar beobachtete man auch hier Sonnen- und Schattenformen; mehr als ein verschiedenes Lichtbedürfnis kannte man aber bisher nicht. Die Versuche zeigen, daß die Thalli auch physiologisch entsprechende Paravarianten ausbilden. Bezüglich der Übereinstimmung der Lichtkurve mit der der Phanerogamen ist die Darstellung etwas unklar. Extreme Schattenflechten werden durch starkes Licht so geschädigt, daß sie auch in schwachem nicht mehr assimilieren. Selbst das Verhalten der Sonnen- und Schatten-thalli ein und derselben Spezies entspricht genau dem der Phanerogamen. Auch bei der Flechte liegt das Lichtoptimum für den Schatten-thallus tiefer.

Die Arbeit zeigt, wie förderlich ein vergleichendes Experimentieren im Laboratorium und am Standort ist und welche Bedeutung der Errichtung von Standortlaboratorien zukommt. Man hat gelegentlich den Wunsch nach einem Wüstenlaboratorium geäußert, wie es die Amerikaner in Arizona längst besitzen. Wäre es heute nicht möglich,

irgendwo an der Nord- oder Ostsee ein ganz bescheidenes Küstenlaboratorium zum Studium der arg vernachlässigten Physiologie der Strandpflanzen einzurichten? Bei ihnen ist gerade die Frage der Assimilation in ihren Beziehungen zum Substrat und zum Licht noch ungelöst. Mancher gemeinsame Vertreter beider Floren fördert zu einem Vergleich mit den Alpenpflanzen auf. C. Montfort.

## Mevius, W., Beiträge zur Physiologie kalkfeindlicher Gewächse.

Jahrh. f. wiss. Bot. 1921. 60, 147—183.

Die alte Streitfrage, ob physikalische oder chemische Eigenschaften des Untergrundes die sogenannte Bodenstetigkeit der Kalk- und Kieselpflanzen bedingen, tritt in ein neues Stadium ein. Bis zu Pauls Untersuchungen über die Kalkfeindlichkeit der Sphagnen hielten auch die Verfechter der chemischen Wirkung bei kalkfeindlichen Gewächsen immer noch an einer spezifischen Giftwirkung des Ca-Ions fest. Pauls eingehende Arbeiten führten zu dem Schluß, selbst bei anscheinend sehr mineralstoffempfindlichen Sphagnen beruht die schädigende Wirkung des  $\text{CaCO}_3$  lediglich auf der Neutralisation der von ihnen ausgeschiedenen Säure. Dazu bedarf es weder des  $\text{CaCO}_3$ , noch überhaupt eines Karbonats.

Die Existenz der freien Säure der Sphagnen ist nun aber durch Baumann und Gully so erschüttert worden, daß dem Verf. auch die Folgerungen Pauls hinfällig erscheinen. Seine Versuche sollen die Frage der Kalkfeindlichkeit der Sphagnen, die also noch ungelöst sei, klären und mit der von *Pinus pinaster* und *Sarothamnus scoparius* vergleichen.

Zunächst wird untersucht, ob das Ca-Ion an sich auf Sphagnen giftig wirkt. Ausgehend von einer starken Schädigung in schwacher  $\text{CaCO}_3$ -Lösung werden Sulfat, Nitrat, Chlorid und das Phosphat  $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$  geprüft. Nur das Phosphat ruft eine Schädigung hervor. Da die entsprechenden Na- und K-Salze ebenso wirken, handelt es sich hier offenbar um eine spezifische Wirkung des Anions. Auch ein Vergleich zwischen Ca-haltiger und Ca-freier Nährlösung ergibt keine Unterschiede. Eine spezifische Kationwirkung des Ca liegt also nicht vor. Da die  $\text{CaCO}_3$ -Lösung alkalisch reagiert, war es wichtig, das analog dissozzierende  $\text{Na}_2\text{CO}_3$  zu prüfen: es wirkt ebenso giftig. Beide Karbonatlösungen haben bei äquimolekularem Gehalt des Anions die gleiche Anzahl OH-Ionen. Daß Zusatz von Öhlmannscher Nährlösung zur  $\text{Na}_2\text{CO}_3$ -Lösung deren schädigende Wirkung durch Bindung eines Teils der OH-Ionen weitgehend aufhebt, spricht für einen bestimmenden

Einfluß dieser Ionen. Im Einklang damit steht die stärkere Schädigung in  $\text{Na}_2\text{HPO}_4$ - gegenüber  $\text{NaH}_2\text{PO}_4$ -Lösung; denn in jener werden infolge anderer Dissoziation OH-Ionen frei.

Die Veränderungen, die die Sphagnen in  $\text{Na}_2\text{CO}_3$ -Lösung erfahren, erinnern stark an die bei phanerogamen Nicht-Kalkpflanzen auf Kalkboden auftretenden chlorotischen Erscheinungen. Es empfahl sich daher die Ausdehnung der Versuche auf zwei typische »kalkfeindliche« Holzpflanzen. Zweierlei war möglich: entweder beruht die Chlorose auf einer vermehrten Ca-Zugabe oder lediglich auf der alkalischen Reaktion des Bodenwassers. Versuche mit aus Samen in Wasserkultur herangezogenen Keimpflänzchen zeigen weitgehende Übereinstimmung mit den Sphagnumversuchen. Durch vermehrte Ca-Gabe an sich läßt sich weder Schädigung der Wurzeln noch Chlorose erzielen. OH-Ionen wirken giftig, gleichgültig, ob die Lösung Na-, K- oder Ca-Karbonat enthält.

Soweit die Versuche. Die Ergebnisse an Sphagnen bilden eine wertvolle Bestätigung der Paulschen Angaben, sie führen indes nicht wesentlich über diese hinaus. Der Verf. will zwar gezeigt haben, daß es sich bei den Schädigungen und der Abtötung der Sphagnen nicht um die Neutralisation »freier Säure« der Moose handelt, vielmehr um eine »ganz spezielle Wirkung der OH-Ionen« und er möchte diese Erklärung auf seine Befunde an Pinus und Sarothamnus ausdehnen. Allein die Beweisführung dieser spezifischen OH-Ionenwirkung auf die Sphagnen erscheint dem Ref. nicht ganz einwandfrei. Sie stützt sich nämlich auf drei Argumente, die offenbar nicht stichhaltig sind. Die allgemeine pflanzengeographische Bedeutung der Frage dürfte eine Kritik um so mehr rechtfertigen, als diese die Bedeutung einer Reihe interessanter Ergebnisse der Arbeit nicht im mindesten herabsetzen kann.

1. Argument. Es wird der Einfluß einer  $\text{Na}_2\text{CO}_3$ -Lösung untersucht, deren OH-Ionen weitgehend neutralisiert sind. Annahme des Verf.s: wenn die Sphagnen »freie Säure« enthielten, müßte eine solche fast neutrale Karbonatlösung durch Bindung der Säure eine Schädigung hervorrufen. Befund: es tritt keine Schädigung ein. Folgerung: die tatsächliche Schädigung in stark alkalischer  $\text{Na}_2\text{CO}_3$ -Lösung muß also auf einer spezifischen Wirkung der OH-Ionen beruhen.

Gegen die Logik dieser Beweisführung dürfte wenig einzuwenden sein. Allein der Verf. betont selbst, daß er aus chemischen Gründen dem Versuch keine besondere Beweiskraft beimessen möchte und gibt an, wie eine mögliche Fehlerquelle vermieden werden kann.

2. Argument. Die Versuche Baumanns (1910) hätten gezeigt, daß irgend erhebliche Mengen freier organischer Säuren in den Sphagnen



gar nicht vorhanden seien, die vermeintliche Azidität beruhe bloß auf Adsorptionserscheinungen der kolloidalen Zellhäute.

Hierzu wäre zu sagen, daß der Baumann-Gullyschen Hypothese der Adsorptionswirkung der hyalinen Sphagnumzellen im angegebenen Sinn heftig widersprochen wurde (Tacke und Süchting, 1911) und daß sie auch nach erfolgter Gegenkritik (1913 und 1915) sich nicht hat behaupten können. Die Chemiker der Moorversuchsanstalt in Bremen halten an der Existenz freier Sphagnumsäuren fest. Auch Rindell (1911) tritt auf ihre Seite. Schwerer wiegen aber die neueren experimentellen Befunde von Fischer (1914), Kappen (1917) und vor allem von Sven Oden (1919), die die Anwesenheit freier Säuren im Sphagnumtorf einwandfrei feststellten und die Wasserstoffzahl mittels Konzentrationsketten ermittelten. Oden gelang dieser Nachweis sogar bei lebenden Sphagnen! Damit dürfte dem von Baumann-Gully in ihrer Gegenkritik verwendeten negativen Befund Wielers (1912), der sich auf die fehlende elektrische Leitfähigkeit sauer reagierender wäßriger Extrakte aus Teilen höherer Pflanzen stützte, wie auch den bekannten Angaben Abersons (1910) über Wurzelexkrete die Berechtigung einer Verallgemeinerung endgültig abgesprochen sein. Gerade die neueste Zusammenfassung über Huminsäuren und ihre Entstehung aus Sphagnen (Oden, 1919) rechtfertigt die alte Anschauung von der Existenz freier Säuren.

Somit dürften auch die Folgerungen Pauls noch immer zu Recht bestehen, und es ist sehr zu bedauern, daß der Verf. dessen Ergebnisse über den Unterschied zwischen sehr kalkempfindlichen Hochmoor- und wenig oder gar nicht empfindlichen Flachmoorsphagnen bei seinen Versuchen nicht besser verwertet hat. Denn Paul bezeichnet es selbst als einen Mangel seiner ganz ähnlichen ersten Versuche über den Einfluß von Salzen, daß sie den Säuregehalt der Sphagnen unberücksichtigt lassen. Nach Bestimmung der Azidität zeigen sehr interessante Versuche mit verschiedenen starker Abstumpfung der Säure mittels  $\text{CaCO}_3$ -Lösung, daß die ausgesprochenen Hochmoorformen schon bei Neutralisation ihrer Säure stark geschädigt oder sogar getötet werden. Wenn hier keine chemischen Fehlerquellen verborgen sind, dürfte kaum eine spezifische Wirkung der OH-Ionen auf das Protoplasma vorliegen. Leider setzt der Verf. sich mit diesen entgegengesetzten Erfahrungen des besten Kenners der »Kalkfeindlichkeit« der Sphagnen nicht näher auseinander.

3. Argument. Sphagnumsporen keimen nach Keßler nur in sauren Nährlösungen. Allgemein bestehen bei der Keimung der Moossporen enge Beziehungen zwischen Reaktion der Lösung und dem

Standort. Versuche des Verf.s zeigen keinen Unterschied zwischen Ca-haltiger und Ca-freier Nährlösung. Alkalische Reaktion verhindert das Keimen.

Leider ist die Sphagnumart und ihre Herkunft nicht angegeben. Wohl beweisen des Verf.s Versuche, daß auch die Sporenkeimung durch das Ca-Ion an sich nicht beeinflußt wird, und in dieser Hinsicht sind sie als Bestätigung Keßlers wertvoll. Die Annahme spezifischer Einflüsse der OH-Ionen auf Farbe und Wachstum der Sphagnen findet weder in Keßlers noch in Mevius Keimversuchen eine wirkliche Stütze.

Bezüglich der *Pinus pinaster*- und *Sarothamnus*-Versuche kann mangels Kenntnis ihrer Wurzelexkrete wenig ausgesagt werden. Nach Analogie mit anderen »kalkfeindlichen« Gewächsen, wie *Castanea vesca*, deren Exkret im Gegensatz zu »kalkholden« Pflanzen stark sauer reagieren soll, könnte man auch hier zunächst Neutralisationseffekte annehmen. Keinesfalls darf eine ausschließliche spezifische Giftwirkung der OH-Ionen als bewiesen betrachtet werden, so wahrscheinlich sie nach jener (vielleicht notwendigen) indirekten Wirkung auch sein mag.

Immerhin hat der Verf. die Frage nach den Ursachen der sogenannten Kalkfeindlichkeit phanerogamer »Kieselpflanzen« durch klare und exakte Versuche vertieft und damit ihre Physiologie gefördert. Es ist eine Basis für weiteres Arbeiten geschaffen. C. Montfort.

## Riede, Wilhelm, Untersuchungen über Wasserpflanzen.

Flora. 1921. 114, 1—118. 3 Textfig. (3 Abschnitte.)

1. Der erste Abschnitt bringt eine morphologische und biologische Untersuchung über die Aponogetonaceen, die mit ihren 18 submersen und 4 Schwimmblatt-Arten in Afrika, auf Madagaskar, in Indien und Australien einheimisch sind und die entschieden in die Verwandtschaft der Alismataceen, Juncaginaceen und Potamogetonaceen gehören. *A. distachyus*, *Dinteri*, *ulvaceus*, *fenestralis* und *natans* standen zur Verfügung. Von den Befunden kann hier nur einiges hervorgehoben werden, das von allgemeiner Bedeutung besonders für die Kenntnis der Wasserpflanzen in Betracht kommt. So stellte Verf. (im Gegensatz zu Lotsy) das Vorhandensein von langen schmalen Intravaginalschuppen in den Achseln aller jungen Blätter fest. Diese überhaupt bei Wasserpflanzen sehr verbreiteten Schleimorgane sind somit allen Helobien eigentümlich. Wichtig ist der Nachweis der Mayrschen Hydropoten<sup>1</sup> an allen submersen Spreiten, Blattstielen und Achsen. Diese Zellgruppen der Epidermis mit ihren eigenartig beschaffenen Zellwänden treten mit großer Deutlichkeit hervor, wenn man Blätter kurze Zeit auf einer

<sup>1</sup>) Vgl. Beihefte Bot. Centralbl. 1915. 32 I.

Gentianaviolettlösung schwimmen läßt. Apikalöffnungen bilden sich erst, wenn das Blatt abzusterben beginnt. Auffallend ist ferner das Auftreten von Milchsaftgefäßen in allen Organen mit Ausnahme der Wurzeln; sie begleiten die Gefäßbündel und gehen aus längsgestreckten Zellen mit großen Kernen hervor; ihre Querwände sind perforiert. Diese Gebilde verdienen besondere Beachtung, da sonst bei Wasserpflanzen Sekretbehälter im allgemeinen zu fehlen scheinen. Über ihre Bedeutung läßt sich nichts Sicheres aussagen. Merkwürdig ist die in der Familie öfters auftretende Gabelung der Infloreszenzachsen, bei gewissen Arten sogar in 3, 4 bis 6 Achsen, eine Verzweigungsform, die bei Blütenpflanzen normal außerordentlich selten vorkommt. Die im allgemeinen nach dem Typus der Monokotylen gebauten Blüten zeigen öfters Zahlenabweichungen, in besonders starkem Maße bei *A. distachyus*. Der Sproßaufbau würde als rein monopodialer erkannt; Engler hatte sympodialen Aufbau angenommen. Wie bei vielen Wasserpflanzen ist die Entwicklung eine heteroblastische; es lassen sich Primärblätter und Folgeblätter unterscheiden.

Versuche mit *A. distachyus* unter verschiedenartigen Bedingungen zur Feststellung der Abhängigkeit der Bildung von Primär- und Folgeblättern und der Geschlechtsform von der Außenwelt unter besonderer Berücksichtigung des Verhältnisses der organischen Substanzen zu den Nährsalzen bestätigten die Ansichten von Goebel und von Klebs, daß ein Überwiegen der Assimilate eine Weiterentwicklung, ein relatives Überwiegen der Salze eine Hemmung und Rückschlagsbildung bewirkt. Bei der Bildung der Primärblätter sind Hemmungen im Spiele, eine selbstregulatorische Anpassung liegt nicht vor. Einige gute Habitusbilder der verschiedenen Formen wären erwünscht gewesen, um rascher eine klare Vorstellung von ihrem Aussehen zu gewinnen, als die Beschreibung zuläßt. Verf. berichtet über interessante Regenerationserscheinungen bei *A. distachyus*, die sich nur am hypokotylen Glied, der Knolle, nach Verletzungen zeigen. Es handelt sich um Neubildung von Knöllchen, aus denen endogene Adventivsprosse hervorkommen, wobei die Knolle polare Disposition aufweist. Ferner behandelt Verf. den Geotropismus und Phototropismus der Schwimmblätter, die Bedingungen des Längenwachstums der Blätter, deren Stiellänge vom Licht abhängig ist, und die eigenartigen, durch die Schwerkraft induzierten Entfaltungsbewegungen der Infloreszenzachsen.

2. Der zweite Abschnitt betrifft die Morphologie von *Elodea densa* (♂ Pflanze) aus Südamerika und von *Elodea crispa* (♀ Pflanze) aus Südafrika. Aus Entwicklungsgeschichte und Stellung der vegetativen Seitensprosse und Blüten und der Stellung ihrer Vor-



blätter schließt Verf., daß eine Art nähere Beziehungen zu *E. canadensis* aufweist, letztere dagegen besser als eigene Gattung *Helodidymia* abzutrennen sei. Auch die anatomischen Verhältnisse werden berücksichtigt. Ref. bemerkt zu der Angabe: »der Stamm ist bei beiden von einem Bündel langgestreckter zartwandiger Zellen durchzogen, in deren Mitte sich ein durch Resorption einer Zellreihe entstehender Kanal befindet«, daß dieser axile Strang bei *E. densa* komplizierter gebaut ist; außer dem zentralen Gefäßgang lassen sich im Stranggewebe auch noch mehrere (7) periphere Kanäle nachweisen.

3. Im dritten Abschnitt behandelt Verf. die Wasserbewegung bei den Hydrophyten mit besonderer Berücksichtigung der Hydropoten. Auf Grund zahlreicher und verschiedenartig angestellter Versuche gelangt er zu dem Ergebnis, daß auch bei den Wasserpflanzen, nicht nur den Schwimmpflanzen, sondern auch den Submersen, ein aufsteigender Wasserstrom, ein Guttationsstrom besteht, daß die Wurzeln zur Aufnahme, die Sprosse zur Abgabe des Wassers dienen. Da die Guttationsgröße der Wasserpflanzen weit geringer ist als die Transpirationsgröße der Landpflanzen, so ist es begreiflich, daß auch die Ausbildung ihrer Leitungsbahnen eine geringere ist. Da aber die aktive Mitwirkung von Zellen des Sprosses bei dem Saftsteigen eine Rolle spiele, dürfe der Rückbildung des Leitungsgewebes kein zu großer Wert beizumessen sein. Als Abflußstellen des Wassers kommen Hydathoden, Scheitelöffnungen und die Hydropotenzellen in Betracht. Bei den Aponogetonaceen spielen die Scheitelöffnungen nur eine untergeordnete Rolle, die Hydropoten die Hauptrolle, ebenso bei den submersen Ranunkeln, während andere Vertreter sehr frühe Scheitelöffnungen anlegen. Beiderlei Organe können einander ersetzen oder ergänzen. Weist die Epidermis keine Differenzierung auf, so ist sie in ihrer ganzen Ausdehnung zur Ausscheidung befähigt (Hydrocharitaceen). Die Möglichkeit, daß bei Wasserpflanzen mit Apikalöffnungen außer der Wurzel auch die Epidermis an der Wasseraufnahme beteiligt sei, glaubt Verf. verneinen zu müssen. Die Hydropoten sind also nicht, wie Mayr annahm, Aufnahmeorgane, sondern Organe der Wasserausscheidung. An Luftspreiten werden die Hydropoten durch Spaltöffnungen ersetzt. Der Ausdruck Hydropoten, Wassertrinker, sei also nicht zutreffend. Verf. schlägt daher vor, sie als hydromorphe oder hydatogene Organe zu bezeichnen, da ihre Ausgestaltung auf den Einfluß des Wassers zurückzuführen sei.

Die umfangreichen Versuche des Verf.s sprechen entschieden für diese Schlußfolgerungen und haben unsere Kenntnisse erweitert und vertieft. Auch vom phylogenetischen Standpunkt ist die Beibehaltung

der Wasserleitungsbahnen und ihrer Funktion in Abstufungen — in reduzierter Form selbst noch bei extremen submersen Kormophyten durchaus verständlich. Ob aber der Guttationsstrom stets ausreicht, die Bildungsstätten der Kohlehydrate und der Eiweißstoffe mit allen nötigen Mineralsalzen zu versorgen, diese Frage ist noch weiterhin zu prüfen. Vielzellige Algenhalli und Moose kommen ohne Guttationsstrom aus und können dabei beträchtliche Dimensionen unter Wasser erreichen. Aufschluß über Aufnahme und Fortleitung bestimmter Nährsalze könnte durch mikrochemische Methoden gewonnen werden. Man kann sich recht gut vorstellen, daß außer aus dem Guttationsstrom auch direkt aus dem Medium eine Aufnahme von Salzen in die Blatt- und Rindenzellen stattfindet.

Es würde hier zu weit führen, über alle Versuche des Verf.s zu berichten; nur einige seien kurz erwähnt. Druckversuche ergaben deutliche Wasserabscheidung aus den Hydropoten, ebenso Kobaltpapierproben. Ferrocyanalkaliumlösung steigt in den Wasserbahnen empor und wird aus den Hydropoten ausgeschieden. Versuche mit Hilfe von Potometern, welche die von der Pflanze abgegebene Wassermenge an einer mit Millimeterskala versehenen Kapillarröhre abzulesen gestatten, ergaben mit Gewißheit das Bestehen eines aufsteigenden Wasserstromes. Auch entwurzelte Pflanzen saugen weiter; also muß der im Sproß vorhandene Blutungsdruck die treibende Kraft bei der Wasserbewegung sein, während der Wurzeldruck zur Füllung der Gefäße dient.

Verf. berechnet schätzungsweise, daß submerse Pflanzen etwa  $\frac{1}{10}$ , Schwimmblattpflanzen etwa  $\frac{1}{6}$  der von Landpflanzen aufgenommenen Wassermenge gebrauchen. Die Guttationsgröße der Submersen beträgt nur einen Bruchteil der kombinierten Guttations- und Transpirationsgröße der Schwimmblattpflanzen, die selbst wieder der Transpirationsgröße der Landpflanzen bedeutend nachsteht. H. Schenck.

**Salisbury, E. J.**, Variation in *Eranthis hiemalis*, *Ficaria verna*, and other members of the Ranunculaceae, with Special Reference to Trimery and the Origin of the Perianth.

Ann. of Bot. 1919. 33.

—, Variation in *Anemone apennina*, L. and *Clematis vitalba*, L., with Special Reference to Trimery and Abortion.

Ebenda. 1920. 34.

Die beiden Arbeiten beschäftigen sich mit den Blütenvariationen zahlreicher Ranunculaceengattungen (*Eranthis*, *Ficaria*, *Anemone*, *Aquilegia*,

Aconitum und Clematis). Um ein übersichtliches Bild zu erhalten, wurde sehr ausgedehntes statistisches Material von den verschiedensten Standorten gesammelt. Das Ziel der Untersuchungen war, aus den beobachteten Abnormitäten Schlüsse auf die phylogenetische Entwicklung der Ranunculaceenblüte zu ziehen. Wie die Zählungen ergaben, sind sämtliche Blütenkreise starken Schwankungen hinsichtlich der Gliederzahl unterworfen. Wesentlich ist, daß die Kurvengipfel fast stets auf einem Multiplum von 3 liegen; so ist das Normakdiagramm von *Eranthis*: Kelch 3, Krone 3, Nektarien 6, Antheren 30 (12 Orthostichen, davon 6 mit 3 Gliedern, 6 infolge der Umwandlung in Nektarien mit bloß 2 Gliedern), Karpelle 6. Dieser Regel fügen sich auch die sekundären Maxima, sie sehr häufig bei hoher Gliederzahl im Androeceum und Gynoeceum auftreten. So weist das Androeceum von *Eranthis* einen Hauptgipfel bei 30, Nebengipfel bei 24, 27 und 36 auf (Amplitude zwischen 18 und 44). Bei *Ficaria* schwankt die Staubblattzahl zwischen 15 und 63 (ebenfalls Multipla von 3!) und es sind zwei ausgeprägte Maxima über 21 und 24 vorhanden. Beachtung verdient, daß die Vermehrung bzw. die Verminderung in den verschiedenen Quirlen in den allermeisten Fällen gleichsinnig verläuft, eine Korrelation, die darauf hindeutet, daß nicht Transformation, sondern sektorenweise Spaltung bzw. Verschmelzung vorliegt. Daß nicht völliger Abort oder Neubildung von Anlagen zur Erklärung heranzuziehen ist, darauf deutet die Tatsache, daß die verschiedensten Spaltungs- und Verschmelzungsstadien beobachtet wurden. Die ermittelten Zahlenverhältnisse führen den Verf. zu der Auffassung, daß die Ranunculaceen auf Formen zurückgehen, die in allen Quirlen trimer waren. Wo andere Zahlen auftreten, wie bei *Clematis*, *Aquilegia* usw., da handelt es sich um sekundäre Wandlungen. Das 8zählige Perigon von *Ficaria* beispielsweise ist zweifellos aus einem 6zähligen durch Spaltung zweier opponierter Glieder hervorgegangen. Das läßt sich aus den Stellungsverhältnissen noch deutlich erkennen. Über die Entstehungsmöglichkeit des 5zähligen Perigons von *Ranunculus* geben die Bildungsabweichungen bei *Eranthis* Aufschluß. Auch hier entsteht in der Blütenhülle manchmal die 5 Zahl und zwar nachweisbar dadurch, daß ein Glied des äußeren Perigonquirls mit einem benachbarten des inneren verschmilzt ( $P\ 3 + 3$  gibt  $P\ 5$ ). Erst im weiteren Verlauf kamen dann kompliziertere Diagramme zustande. »It seems most likely, then, that an arrangement of parts on six or three orthostichies was primitive for the group, but owing to increase in the number of members through fission this arrangement has become obscured. Such increase has resulted in mechanical pressure, which in turn has produced displacement, so that high phyllotaxy has resulted.«



Wichtig ist jedenfalls, daß bei *Eranthis* entweder im Perigon, oder in den inneren Kreisen, oder in beiden Regionen spiralige Anordnung zum Durchbruch gelangen kann, wichtig ferner, daß der trimere Bau gerade bei jenen Formen der Familie und der Ordnung hervortritt, die sich auch in sonstiger Hinsicht als primitiv erweisen. Erwähnung verdient noch die Auffassung, die der Verf. von der Herkunft der Blütenhülle hat. Er nimmt an, daß hier kein einheitliches Verhalten vorliegt, daß vielmehr bei *Eranthis* und *Anemone* das ganze Perigon von Laubblättern her stammt, während bei *Ficaria* und *Ranunculus* der äußere Kreis sich von der Laubregion, der innere von den Antheren herleitet. Er schließt dies daraus, daß bei *Eranthis* ein häufiges Umschlagen von Laubblättern in Perigonblätter und umgekehrt stattfindet, während bei *Ficaria* ein solcher Übergang bloß zwischen Laubblättern und äußerem Perigonquirl beobachtet wurde, die Antheren dagegen starke Neigung zu Petaloidie zeigen, die bei *Eranthis* vollständig fehlt. Zwingend sind ja alle solche Schlüsse, die an die Bildungsabweichungen anknüpfen, nicht, aber immerhin bilden sie wichtige Anhaltspunkte, die bei der phylogenetischen Spekulation nicht außer acht gelassen werden dürfen.

Peter Stark.

### Romell, L. G., Notes on the embryology of *Salsola Kali* L.

Svensk bot. Tidskr. 1919. 13, 212—214. 1 Fig.

Auf die kurze Mitteilung sei deshalb hier hingewiesen, weil wir es in genannter Spezies mit einer Pflanze zu tun haben, deren Embryo, wie man seit langem weiß, außerordentlich stark gekrümmt ist. Verf. untersuchte die Art und Weise des Krümmungsvorganges näher. Außer der normalen Krümmung der Samenanlage findet sich nämlich frühzeitig eine eigenartige »Überbiegung« ein, so daß schon vor der Befruchtung die Lagerung im Fruchtknoten eine höchst unregelmäßige wird und die Medianebene der Samenanlage, die anfänglich in der Längsrichtung des Ovars liegt, schließlich quer zu liegen kommt.

Wahrscheinlich wird diese Verbiegung, wenigstens in den späteren Phasen, der Samenanlage mechanisch durch die Ovar-Entwicklung aufgedrängt. Dabei kann sich der Embryo ebensooft nach links, wie nach rechts spiralig drehen. Und Verf. möchte daraus schließen, daß innere Gründe auch für den Anfang der »Überbiegung« kaum anzunehmen sind, da ja sonst wohl die Drehung stets in der gleichen Richtung erfolgen würde.

Die Verhältnisse während der Gametophyten-Entwicklung sind normal. Es entsteht ein achtkerniger Embryosack aus der untersten Zelle einer Tetradenreihe.

G. Tischler.

**Haupt, A. W.,** Gametophyte and sex organs of *Reboulia hemisphaerica*.

Bot. Gazette. 1921. **71**, 61—74. (21 Textfig.)

—, Embryogenie and sporogenesis in *Reboulia hemisphaerica*.

Ebenda. 1921. **71**, 446—453. (1 Taf., 11 Textfig.)

Die neuerlichen Versuche der beiden Douins (1918), von der polymorphen Spezies *Reboulia hemisphaerica* zwei neue abzuspalten, besonders auf Grund von randbürtigen, geteilten Antheridienständen, weist Verf. zurück mit der Begründung, daß diese Erscheinung gelegentlich auch bei *R. hem.* auftritt. Verf. scheint über Goebels Ansichten von der absteigenden Reihe innerhalb der Marchantiaceen, insbesondere über die mehr oder weniger weitgehende Reduktion der Rezeptakeln nicht orientiert zu sein, weshalb viele der mitgeteilten Ergebnisse den Eindruck der Neuheit erwecken können, obwohl sie schon längst in der Literatur niedergelegt sind. Die Entwicklung der Sexualorgane birgt keine Besonderheiten. Bemerkenswert ist die Krümmung des Archegonhalses, die außer bei anderen Lebermoosen auch bei Farnen wiederkehrt.

Die Embryoentwicklung nimmt bei *Reboulia* eine Sonderstellung ein, insofern nämlich nicht die regelmäßige Quadranten- und Oktantenbildung auf frühem Stadium eintritt. Nach der ersten Querwand, welche die befruchtete Eizelle halbiert, teilt sich fast immer die obere Hälfte durch zwei weitere Querwände, so daß ein vierzelliges Gebilde, nur von Querwänden durchsetzt, auftritt, wobei die untere Hälfte an Größe eingebüßt hat. In jedem wagerechten Abteil treten nun die beiden sich kreuzenden vertikalen Wände auf. Nach weiteren Querteilungen, besonders im oberen Teile, stellt sich dann ein aus fünf bis sieben Zellagen bestehendes Gebilde dar, in dem durch weitere Teilungen das sporogene Gewebe sehr bald von dem Amphithecium geschieden wird. Die weitere Entwicklung verläuft ganz regelmäßig. Obwohl der Stiel des Sporogons stark reduziert ist, das Haustorium keulige Gestalt hat, findet andererseits noch hinreichende Entwicklung der Elateren statt. Diese zeigen ein doppeltes Spiralband und sind einer einzigen Sporenmutterzelle homolog. Mit der fortschreitenden Ausbildung des Spiralbandes in den Elateren schrumpft der ins Zentrum der Zelle zurückgezogene Protoplast immer mehr zusammen, bis er im Reifezustand völlig verschwunden ist.

A. Th. Czaja.

**Halle, Th. G.,** On the Sporangia of some mesozoic ferns.

Arkiv f. Bot. 1921. **17**. No. 1. 28 S. T. 1, 2.

Ein Fund eines sehr gut erhaltenen *Danaeopsis*-Exemplars aus dem Rhaet von Schonen gibt Verf. Veranlassung, die noch immer un-

klaren Sporangien- und Sorusverhältnisse dieser Gattung zu untersuchen, deren bekannteste Art, *D. marantacea*, schon seit langem im unteren Keuper als leitend bekannt ist. Eine Beziehung zu *Danaea* besteht nicht, da weder Synangienbildung, noch Öffnung des Sporangiums durch Poren statthat. Die Sporangien sind vielmehr frei und öffnen sich mit Längsschlitzten wie bei *Angiopteris* und *Archangiopteris*; letzterer stehen die Fossilien am nächsten. Verf. mißt auch der Zählung der Sporen bei den fossilen Farnen, gemäß den Anschauungen Bowers, größere Bedeutung zu und findet für *Danaeopsis* etwa 1024, nicht viel verschieden von 1450, die Bower für *Angiopteris* angibt. *Danaeopsis* gehört daher eher in die *Angiopteris*-Verwandschaft. Die rhätische Art ist von der Keuper-Art verschieden (*D. fecunda* n. sp.).

Verf. beschäftigt sich dann auf Grund ostsibirischen Materials mit der systematischen Stellung von *Ruffordia Göpperti* des Weald und findet die früher geäußerten Meinungen Swards, der die Gattung als *Schizaeaceae* angesprochen hatte, richtig und erläutert seine eigenen Gründe näher.

Besonders interessant sind seine Ausführungen betreffend *Dictyophyllum*, *Thaumatopteris* und *Hausmannia*. Man pflegt heute diese Formen allgemein als Vorfahren oder nahe Verwandte der *Dipteridinen* anzusehen. Auch hier gelangt Verf. durch Feststellung der Sporenzahl pro Sporangium zu etwas abweichenden Resultaten. Während bei *Dipteris* die Sporenzahl pro Sporangium konstant 64 ist, zeigt *Hausmannia Forchhammeri* 64 (auch 128?). Für *Dictyophyllum exile*, eine der ältesten Formen der Gruppe, wurden etwa 512, für *Thaumatopteris Schenki* wahrscheinlich 128 gefunden. Hiernach stände *Hausmannia* dem lebenden *Dipteris* am nächsten, was auch sonst die Anschauung der Forscher bei diesem meist oberjurassisch-unterkretazischen Typus ist. *Dictyophyllum* stände den anderen beiden Formen ferner. Die Arbeit zeigt, wieweit man mit den verbesserten Methoden der Präparation mit Sorgfalt und Ausdauer in die Einzelheiten fossiler Farne hineinleuchten kann. Wenn auch die obigen Zahlen etwas abgerundet sind, so müssen sie doch der Wahrheit sehr nahe stehen, da, wenn die Sporangien noch geschlossen sind, im Grunde alle darin enthaltenen Sporen durch die Mazerationsmethode sichtbar gemacht werden können.

W. Gothan.

## Lundquist, G., Fossile Pflanzen der Glossopteris-Flora aus Brasilien.

Kgl. Sv. Vet. Ak. Handl. 1919. 60, 3. 36 S. 2 Taf.

Aufsammlungen von schwedischen Forschern, Halle und Dusén, auf einer ihrer südamerikanischen Reisen (zusammen mit einigen anderen



Stücken aus dem Gebiet) liegen der Arbeit zugrunde, aus Rio Grande do Sul von schon bekannten Lokalitäten und von Paraná stammend. Die durch die Arbeiten von Zeiller und D. White bekannte Tatsache, daß man in Brasilien es mit einem Grenzgebiet der Gondwana- und nördlichen Permokarbonflora (oder, wie es Ref. genannt hat: arko- (permo) karbonischen und antarkto-permokarbonischen Flora) zu tun hat, wird hier weiter erhärtet, indem einige neue Formen des nördlichen Charakters bekannt gemacht werden, nämlich *Sphenophyllum oblongifolium* und einige *Pecopteris*-Stücke vom Typus etwa unserer *Pec. polymorpha* und dergleichen, von Paraná stammend. Außer diesen pflanzengeographisch bedeutungsvollen Funden enthält die Arbeit auch sonst einige bemerkenswerte Punkte. Zunächst möchte ich auch hier betreffend der auch vom Autor aufgeführten »*Sigillaria Brardi*«, die ja seit längerem aus Gondwanagebieten, und zwar Transvaal und Brasilien, bekannt ist, bemerken, daß man solange nicht eine Identität mit der europäischen Art wird behaupten können, bis die Formen mit getrennten Narben, die gerade bei uns das Hauptkontingent stellen, dort ebenfalls gefunden sind und bis außerdem die Blattnarbenskulptur bei den Gondwanaexemplaren geklärt ist. Nach dem, was Verf. als Skulptur der Narbe abbildet, würde — wenn diese allgemein dort so sein sollte — überhaupt keine *Sigillaria* vorliegen; es wird ja wohl mal ein gut erhaltenes Exemplar gefunden werden, das die Sache eindeutig zu entscheiden gestattet. Bis dahin müssen alle die Angaben über »*Sig. Brardi*« in den Gondwanagebieten vorsichtig aufgenommen werden.

Verf. hat auch, neben *Glossopteris indica* liegende »Säckchen«, wie sie Arber als Sporangien von *Glossopteris* angegeben hatte, beobachtet, wagt es aber nicht, sich über ihre wahre Natur und den Zusammenhang bindend auszusprechen. Eine interessante Fruktifikation beschreibt er als *Arberia* (?) *brasiliensis*, ein blattähnliches, ziemlich verzweigtes Organ, an dem Samen von *Cardiocarpon*-Charakter terminal anhängen; das Objekt gehört möglicherweise zu *Noeggerathiopsis*. Von den übrigen Formen ist *Annularia australis* erwähnenswert, bisher nur aus Australien bekannt. Die Arbeit zeigt, daß noch manche interessante Beziehung der beiden jung paläozoischen Florentypen dort zu entdecken sein wird.

W. Gothan.



## Neue Literatur.

## Allgemeines.

- Dannemann, F., Die Naturwissenschaften in ihrer Entwicklung und in ihrem Zusammenhange. 2. vermehrte Aufl. (in 4 Bänden). Bd. II. Von Galilei bis zur Mitte des 18. Jahrhunderts. Leipzig. 1921. 508 S. (132 Textabb., 1 Titelbild.)
- Massart, G., *Eléments de biologie générale*. I. fasc. Bruxelles. 1921. 170 S.
- Skene, Mc Gr., *Common Plants*. London. 1921. 271 S. (24 plates.)
- Warburg, O., *Die Pflanzenwelt*. 3. Bd. Leipzig. 1922. 552 S.

## Zelle.

- Armand, L., Les phénomènes nucléaires de la cinèse hétérotypique chez le *Lobelia urens* et chez quelques Campanulacées. (C. R. Acad. Sc. Paris. 1921. 172, 762—764.)
- Eckhold, W., s. unter Gymnospermen.
- Fujii, K., Neue Formulierung über die Struktur der Zelle. (Bot. Mag. Tokyo. 1921. 35, 201—204.)
- Guillermond, A., Observations cytologiques sur le bourgeon d'*Elodea canadensis*. (C. R. Acad. Sc. Paris. 1921. 172, 231—333.)
- , Sur l'évolution du chondriome et la formation des chloroplastes dans l'*Elodea canadensis*. (C. R. Soc. Biol. Paris. 1921. 85, 462—466.)
- Ishikawa, M., On the Chromosomes of *Lactuca*. (Bot. Mag. Tokyo. 1921. 35, 153—158. Ill. japan. u. engl. Zusammenfassg.)
- Kihara, H., s. unter Fortpflanzung und Vererbung.
- Kozłowski, A., Sur l'origine des oléuleucites chez les Hépatiques à feuilles. (C. R. Acad. Sc. Paris. 1921. 173, 497—499. 6 Fig.)
- Mol, W. E. de, *L'Hyacinthus orientalis* L. Un bon objet d'étude cytologique. (Arch. Néerl. Sc. Exact. et Nat. Ser. IIIB. 1921. 4, 118—143.)
- Molisch, H., s. unter Gewebe.
- Pottier, J., Observations sur les masses chromatiques du cytoplasme de l'oosphère chez *Mnium undulatum* Weis. et *Mnium punctatum* Hedwig. (C. R. Acad. Sc. Paris. 1921. 173, 445—448.)
- , Observations sur les masses chromatiques des noyaux et du cytoplasme des cellules du canal et de la paroi du col de l'archégone chez *Mnium undulatum* Weis. (Ebenda. 463—466.)
- Reimers, H., s. unter Gewebe.
- Weber, Fr., s. unter Physiologie.
- Yasui, K., On the Behaviour of Chromosomes in the Meiotic Phase of some Artificially Raised *Papaver* Hybrids. (Bot. Mag. Tokyo. 1921. 35, 167—177. [Japan.])

## Gewebe.

- Bechtel, A. R., The floral anatomy of the Urticales. (Amer. Journ. of Botany. 1921. 8, 386—410. Taf. 15—22.)
- Fischer, R., Über das schraubenförmige Aufreißen der Wurzelhaarmembran bei *Anthurium*. (Österr. bot. Zeitschr. 1921. 70, 249—254. 1 Textabb.)
- Gandrup, Joh., s. unter Angewandte Botanik.
- Leemann, H. W., Studien über die Tela conductrix officineller Pflanzen. Diss. Bern. 1921. 63 S.
- Molisch, H., Anatomie der Pflanze. Jena. 1922. 2. Aufl. 153 S.
- Reimers, H., Über die innere Struktur der Bastfasern. (Textilberichte. 1921. 2, 367—368, 381—383.)
- , Zur Klarstellung des Begriffs der Mittellamelle bei den Bastfasern. (Angew. Bot. 1921. 3, 177—185. 1 Fig.)

## Morphologie.

- Chauveaud, G.**, La construction des plantes vasculaires relevée par leur ontogénie. Paris. 1921.
- Goebel, K.**, Organographie der Pflanzen. 2. umgearb. Aufl. 3. Teil. 1. Heft. 1921. G. Fischer, Jena. 284 S. 220 Abb.
- , und **Suessenguth, K.**, Erdwurzeln mit Velamen. (Flora. 1921. 115, 1—26. 3 Textabb.)
- Guillaumin, A.**, Nouvelles formes de jeunesse de plantes de Nouvelle-Calédonie. (Bull. Soc. bot. France. 1921. 68, 230—231.)
- Holm, T.**, Morphological Study of *Carya alba* and *Juglans nigra*. (Bot. Gazette. 1921. 72, 375—389.)
- Zederbauer, E.**, Ein Beitrag zur Kenntnis des Wurzelwachstums der Fichte. (Centralbl. f. Forstwesen. 1920. 46, 336—337.)

## Physiologie.

- Bezssonoff**, s. unter Angewandte Botanik.
- Biedermann, W.**, und **Rueha, A.**, Fermentstudien. VIII. Mitt. Zur Kenntnis der Wirkungsbedingungen der Amylasen. (Fermentforsch. 1921. 5, 56—83.)
- Bloch, E.**, Modification des racines et des tiges par action mécanique. (C. R. Acad. Sc. Paris. 1921. 172, 1524—1526.)
- Boresch, K.**, s. unter Cyanophyceen.
- Dangeard, A. P.**, Observations sur une Algue cultivée à l'obscurité depuis huit ans. (Ebenda. 254—260.)
- Emerson, F. W.**, s. unter Ökologie.
- Euler, A. Cl. v.**, Über die Konstitution der Zellulose und der Zellobiose. (Chem. Zeitg. 1921. 45, Nr. 122. 977—978 u. 998.)
- Fernandez, G. E.**, Sur les réactions chimiotactiques du flagellé »*Chilomonas*«. (C. R. Acad. Sc. Paris. 1921. 172, 776—779.)
- Fodor, A.**, Das Fermentproblem. Mit 24 Textfig. u. zahlr. eingedr. Tab. Dresden & Leipzig. 1922. IX + 280 S.
- Franzen, H.** und **Keyssner, E.**, Über die chemischen Bestandteile grüner Pflanzen. XVII. Mitt. Über das Vorkommen von Äthylidenmilchsäure in den Blättern der Brombeere (*Rubus fruticosus*). (Zeitschr. f. physiol. Chemie. 1921. 116, 166—168.)
- Gray, J.**, The mechanism of ciliary movement. (Proc. Cambridge Philos. Soc. 1921. 20, 352—359. 3 Taf., 3 Fig.)
- Harder, R.**, Über Gesetzmäßigkeiten bei der Beantwortung phototaktischer Reize. (Sitzgsber. d. Physikal.-med. Ges. Würzburg. 1920. 7 S.)
- , Kritische Versuche zu Blackmans Theorie der »begrenzenden Faktoren« bei der Kohlensäureassimilation. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1921. 60, 531—571. 5 Textfig.)
- Harrington, G. T.**, Optimum Temperatures for Flower Seed Germination. (Bot. Gazette. 1921. 72, 337—358.)
- Harter, L. L.**, and **Weimer, J. L.**, Respiration of sweet potato storage-rot fungi when grown on a nutrient solution. (Journ. Agr. Research. 1921. 21, 211—216. 1 Fig., 1 Taf.)
- , —, Studies in the Physiology of Parasitism with Special Reference to the Secretion of Pectinase by *Rhizopus tritici*. (Ebenda. 609—625.)
- Holmberg, B.**, Lignin-Untersuchungen. I. Über das Sulfitlaugen-Lacton. (Ber. D. Chem. Ges. 1921. 54, 2389—2406.)
- , und **Sjöberg, M.**, Lignin-Untersuchungen. II. Dimethylsulfitlaugen-Lactone. (Ebenda. 2406—2417.)
- , und **Wintzell, T.**, Lignin-Untersuchungen. III. Über Alkali-Lignine. (Ebenda. 2417—2425.)
- Jonesco, St.**, Sur l'existence d'anthocyanidines à l'état libre dans les fruits de *Ruscus aculeatus* et de *Solanum Dulcamara*. (C. R. Acad. Sc. Paris. 1921. 173, 168—171.)



- Jonesco, St., Les anthocyanidines, à l'état libre dans les fleurs et les feuilles rouges de quelques plantes. (C. R. Acad. Sc. Paris. 1921. 173, 426—429.)
- Kostir, W. J., The Comparative Resistance of Different Species of Euglenidae to Citric Acid. (Ohio Journ. Sc. 1921. 21, 267—271.)
- Kostytshew, S., und Afanassjew, M., Die Verarbeitung verschiedener organischer Verbindungen durch Schimmelpilze bei Sauerstoffmangel. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1921. 60, 628—650.)
- Lesage, P., Cultures expérimentales du *Fegatella conica* et de quelques autres Muscinées. (C. R. Acad. Sc. Paris. 1921. 172, 1521—1523.)
- Montfort, C., Die Wasserbilanz in Nährlösung, Salzlösung und Hochmoorwasser. (Zeitschr. f. Bot. 1922. 14, 97—172.)
- Noack, K., Physiologische Untersuchungen an Flavonolen und Anthocyanen. (Ebenda. 1—74.)
- Ostwald, W., Beiträge zur Dispersoidchemie des Torfes I. Über die Natur der Wasserbindung im Torf. (Kolloidzeitschr. 1921. 29, 316—328.)
- Pringsheim, G. E., Physiologische Studien an Moosen. 1. Mitteilung: Die Reinkultur von *Leptobryum piriforme* (L.) Schpr. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1921. 60, 499—530. Mit 9 Textfig.)
- Samec, M., und Ferjančić, S., Studien über Pflanzenkolloide. 12. Über die Einwirkung von Formaldehyd auf Zellulose. (Kolloidchem. Beih. 1921. 14, 209—226.)
- Sierp, H., und Noack, K. L., Studien über die Physik der Transpiration. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1921. 60, 459—498. 4 Textfig.)
- Thoday, D., On the Behaviour during Drought of Leaves of two Cape Species of *Passerina*, with some Notes on their Anatomy. (Ann. of Bot. 1921. 35, 585—603. 13 Fig.)
- Tschirch, A., Die biochemische Arbeit der Zelle der höheren Pflanzen und ihr Rhythmus. Bern. 1921. 55 S.
- Walter, H., Wachstumsschwankungen und hydrotropische Krümmungen bei *Phycomyces nitens*. (Zeitschr. f. Bot. 1921. 13, 673—718. 6 Abb. im Text.)
- Weber, F., Zentrifugierungsversuche mit ätherisierten *Sprengyren*. (Biochem. Zeitschr. 1921. 126, 21—32.)
- Zaepffel, E., L'amidon mobile et le géotropisme. (C. R. Acad. Sc. Paris. 1921. 173, 442—445.)
- Zederbauer, E., s. unter Morphologie.

## Fortpflanzung und Vererbung.

- Armand, L., s. unter Zelle.
- Bateson, W., Root-Cuttings and Chimaeras II. (Journ. Genetics. 1921. 11, 91—97. 2 plates.)
- Blakeslee, A. P., A Graft-Infections Disease of *Datura* resembling a Vegetative Mutation. (Ebenda. 1921. 11, 17—36. 5 plates.)
- Blaringhem, L., Mosaïque et Sexualité. (Bull. Soc. bot. France. 1921. 68, 156—161.)
- , Sur le pollen du Lin et la dégénérescence des variétés cultivées pour la fibre. (C. R. Acad. Sc. Paris. 1921. 172, 1603—1604.)
- , Recherches sur les hybrides de Lin (*Linum usitatissimum* L.). (Ebenda. 173, 329—331.)
- Christie, W., Die Vererbung gelbgestreifter Blattfarbe bei Hafer. (Zeitschr. f. indukt. Abstammgs.- u. Vererb.-Lehre. 1921. 27, 134—141.)
- Clausen, J., Studies on the Collective Species *Viola tricolor* L. (Bot. Tidskr. 1921. 37, 204—221. 3 Taf.)
- Correns, C., Zahlen und Gewichtsverhältnisse bei einigen heterostylen Pflanzen. (Biol. Centralbl. 1921. 41, 97—109.)
- Emerson, R. A., Genetic evidence of aberrant behaviour in Maize endosperm. (Amer. Journ. of Bot. 1921. 8, 411—424.)
- Guinier, Ph., Variations de sexualité, dioécité et dimorphisme sexuel chez le *Pinus montana* Mill. et le *P. sylvestris* L. (C. R. Soc. Biol. 1921. 84, 91—96.)

- Hakansson, A., s. unter Angiospermen.
- Imai, Y., Genetic Studies in Morning Glories IV. (Bot. Mag. Tokyo. 1921. 35, 49—60, 73—83. Japan. m. engl. Zusammenfassung.)
- Kihara, H., Über zytologische Studien bei einigen Getreidearten. Mitteil. III. Über die Schwankungen der Chromosomenzahlen bei den Speziesbastarden der Triticumarten. (Ebenda. 19—44. I. Taf.)
- Luyten, J., en Versluys, M. C., De Periodiciteit van de Knopontwikkeling bij Rhododendron, Azalea en Syringa. (Mededeelingen van de Landbouw-hoogeschool. 22. Labor. voor Plantenphysiologie. 1921. Nr. 6. 128 S.)
- Miyake, K., and Imai, Y., Genetic Studies in Morning Glories III. (Bot. Mag. Tokyo. 1921. 35, 101—115. 11 Textfig., Japan. m. engl. Zusammenfassung.)
- , —, Genetic Experiments with Morning Glories II. (Ebenda. 1921. 35, 1—9.)
- Morgan, Th. H., Die stoffliche Grundlage der Vererbung. Deutsche Ausgabe von H. Nachtsheim. (Berlin. 1921. 291 S., 118 Textabb.)
- Saunders, E. R., Note on the evolution of the Double Stock (*Matthiola incana*). (Journ. Genetics. 1921. 11, 69—74. 3 Textfig.)
- Schaffner, J. H., Reversal of the Sexual State in Certain Types of monocious Inflorescences. (Ohio Journ. Sc. 1921. 21, 185—189. 2 Taf.)
- Schiemann, El., Genetische Studien an Gerste. II. Zur Genetik der breitklappigen Gersten. (Zeitschr. f. indukt. Abstammgs.- u. Vererb.-Lehre. 1921. 27, 104 bis 133.)
- Schnarf, K., s. unter Angiospermen.
- Showalter, A. M., Abnormal Ovules in Hyacinthus. (Torreya. 1921. 21, 62 bis 63. 2 Fig.)
- Stout, A. B., s. unter Angiospermen.
- Tschermack, E., Beiträge zur Vervollkommnung der Technik der Bastardierungszüchtung der vier Hauptgetreidearten. (Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. 1921. 8, 1—13. 7 Abb.)
- Ubisch, G. von, Zur Genetik der trimorphen Heterostylie sowie einige Bemerkungen zur dimorphen Heterostylie. (Biolog. Zentralbl. 1921. 14, 88—96.)
- Vilmorin, J. de, Sur les croisements de pois à cosses colorées. (C. R. Acad. Sc. Paris. 1921. 172, 815—817.)
- Yamaguchi, Y., Études d'hérédité sur la couleur des glumes chez le riz. (Bot. Mag. Tokyo. 1921. 35, 106—112.)
- Yasui, K., s. unter Zelle.

### Ökologie.

- Bequaert, J., On the dispersal by flies of the spores of certain mosses of the family Splachnaceae. (Bryologist. 1921. 24, 1—4.)
- Dallmann, A. A., The Pollination of the Primrose. (Journ. of Bot. 1921. 59, 316—322.)
- Emerson, F. W., Subterranean Organs of Bog Plants. (Bot. Gazette. 1921. 72, 359—374.)
- Godfery, M. J., The Fertilisation of *Ophrys apifera*. (Journ. of Bot. 1921. 59, 285—287.)
- Hentschel, E., s. unter Pflanzengeographie.
- Herrmann, Beitrag zur Biologie und zum forstlichen Verhalten der Lärche in Schlesien. (Jahrb. Schles. Forstverein. 1920. 39—74). Breslau 1921.
- Oye, P. van, Zur Biologie der Kanne von *Nepenthes melampophora* Reinw. (Biologisches Zentralbl. 1921. 41, 529—534).

### Cyanophyceen.

- Boresch, K., Die komplementäre chromatische Adaption. (Arch. f. Protistenk. 1921. 41, 1—70.)
- Schmid, G., Über Organisation und Schleimbildung bei *Oscillatoria Jenensis* und das Bewegungsverhalten künstlicher Teilstücke. Beiträge zur Kenntnis der Oscillarienbewegung. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1921. 60, 572—627. 26 Textfig.)

## Algen.

- Allorge, A. P., Contribution à la flore des Desmidiées de France. (Bull. Soc. bot. France. 1921. 68, 333—338.)
- Church, A. H., The Somatic Organization of the Phaeophyceae. (Bot. Mem. Oxford. 1920. 10, 1—110.)
- Dangeard, A. P., s. unter Physiologie.
- Fernandez, G. E., s. unter Physiologie.
- Kostir, W. J., s. unter Physiologie.
- Okamura, K., On some marine algae recently introduced into Danish water. (Bot. Mag. Tokyo. 1921. 35, 149—151. Japan.)
- Pavillard, J., Sur la reproduction du Chaetoceros Eibenii Meunier. (C. R. Acad. Sc. Paris. 1921. 172, 469—471.)
- , Sur le Gymnodinium pseudonociluca Ponchet. (Ebenda. 1921. 172, 868—870.)
- Petersen, J. P., On »Pseudoflagella« and tufts of bristles in Pediatrum especially Pediatrum clathratum (Schröter) Lemm. (Bot. Tidskr. 1921. 37, 199—204.)
- Puymaly, A. de, Contribution à la flore algologique des Pyrénées. (Bull. Soc. bot. France. 1921. 68, 188—202.)
- Rich, Fl., A New Species of Coelastrum. (New Phytologist. 1921. 20, 234—238.)
- Tiffany, L. H., New Forms of Oedogonium. (Ohio Journ. Sc. 1921. 21, 272—274. Taf. I.)
- Wintner, E., Les algues marines des côtes de France (Manche et Océan). (Encyclopédie du Naturaliste. T. 7.) Paris. 1921.

## Bakterien.

- Dufrenoy, J., s. unter Teratologie und Pflanzenkrankheiten.
- Heller, H. H., Phylogenetic Position of the Bacteria. (Bot. Gazette. 1921. 72, 390—396.)
- Rordorf, H., Die Geißelfärbung nach Casares-Gil und ihre Anwendung in der Untersuchung über den Wert der Begeißelung für die Erkennung und Systematik der Bakterien. Diss. Lausanne. 1921. 52 S.

## Pilze.

- Bubak, Fr., Fungi aus Mesopotamien und Kurdistan sowie Syrien und Prinkipo. (Wiss. Ergeb. d. Exedit. nach Mesopotamien 1910.) Nachträge. (Ann. Naturhist. Mus. Wien. 1921. 34, 69.)
- Fischer, Ed., Mykologische Beiträge 21—26. (Mitt. d. Naturforsch. Gesellsch. in Bern, Jahrg. 1921. Bern. 1922. 27 S.)
- Harter, L. L., and Weimer, J. L., s. unter Physiologie.
- Kostytschew, S., und Afanassjewa, M., s. unter Physiologie.
- Petrak, F., Mykologische Notizen. III. (Nr. 116—150.) (Ann. Mycol. 1921. 19, 176—223.)
- Sydow, H., Die Verwertung der Verwandtschaftsverhältnisse und des gegenwärtigen Entwicklungsganges zur Umgrenzung der Gattungen bei den Uredineen. (Ebenda. 161—175.)
- Thurston, H. W., and Orton, C. R., A Phytophthora parasitic on peong. (Science. 1921. 54, 170—171.)
- Walter, H., s. unter Physiologie.
- Waterhouse, W. L., s. unter Teratologie und Pflanzenkrankheiten.
- Yasuda, A., Notes on Fungi. 106—113. (Bot. Mag. Tokyo. 1921. 35, 11—12, 46—48, 66—68, 92—93, 119—120, 145—146, 161—162, 205—206. Japan.)

## Flechten.

- Bonly de Lesdain, Notes lichénologiques. (Bull. Soc. bot. France. 1921. 68, 203—207.)



- Keißler, K.**, Systematische Untersuchungen über Flechtenparasiten und lichenoiden Pilze. (II. Teil, Nr. 12—20.) (Ann. Naturhist. Mus. Wien. 1921. 34, 70—79.)
- Steiner, J.**, Lichenes aus Mesopotamien und Kurdistan sowie Syrien und Prinkipo. (Wiss. Ergebn. d. Expedit. nach Mesopotamien 1910.) (Ebenda. 1—68.)
- Wainio, E. A.**, Lichenes ab A. Yasuda in Japonia collecti (Continuatio I.). (Bot. Mag. Tokyo. 1921. 35, 45—49.)
- Yasuda, A.**, Drei neue Arten von Flechten. (Ebenda. 84—87. Ill. jap. m. deutsch. Zusammenfassung.)
- Zahlbruckner, A.**, Neue Flechten. IX. (Nr. 117—141.) (Ann. Mycol. 1921. 19. Nr. 3/4. 224—242.)

### Moose.

- Hesselbo, A.**, The Bryophyta of Iceland. (The Botany of Iceland. 1, part. II. 395—677. 39 Textfig.)
- Kozłowski, A.**, s. unter Zelle.
- Lesage, P.**, s. unter Physiologie.
- Pottier, J.**, s. unter Zelle.
- Pringsheim, E.**, s. unter Physiologie.
- Sasaoka, H.**, On some new Species of Musci. (Bot. Mag. Tokyo. 1921. 35, 68—69.)

### Farnpflanzen.

- Wherry, E. T.**, Soil Reactions of Ferns of Woods and Swamps. (Amer. Fern Journ. 1921. 11, 5—15.)

### Gymnospermen.

- Eckhold, W.**, Die Hoftüpfel bei rezenten und fossilen Koniferen. Diss.-Ausg. Breslau. 1921. 2 S.
- Kashyap, S. R.**, Some Observations on *Cycas revoluta* and *C. circinalis* growing in Lahore. (Journ. of Ind. Bot. 1921. 2, 116—122. 3 Fig.)

### Angiospermen.

- Becker, W.**, *Euphrasia tavastiensis* spec. nov. aus Finland. (Fedde, Repert. Europ. et Medit. 1921. 1, 446—447.)
- Bornmüller, J.**, Über eine neue *Solenanthus*-Art aus dem Balkan. (Ebenda. 436—439.)
- , Zur Gattung *Ballota* L. (Ebenda. 442—446.)
- Hakansson, A.**, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Taccaceen. (Bot. Notiser. 1921. 189—220. 50 Fig.)
- Holm, T.**, s. unter Morphologie.
- Kränzlin, Fr.**, *Bignoniaceae novae* IV. (Fedde, Repert. spec. nov. 1921. 17, 193—197.)
- Luyten, J.** en **Versluys, M. E.**, s. unter Fortpflanzung und Vererbung.
- Merriman, M. L.**, The Receptacle of *Achillea millefolium* L. (Torreya. 1921. 21, 21—24. 5 Fig.)
- Mez, C.**, *Gramineae novae vel minus cognitae* IV. *Stipeae* cont. (Fedde, Repert. spec. nov. 1921. 17, 204—214.)
- Offner, J.**, Une nouvelle plante jurassienne: *Erica vagans* L. (Bull. Soc. bot. France. 1921. 68, 207—209.)
- Pax, F.**, und **Limprecht, W.**, Beiträge zur Flora von China und Osttibet II. (Fedde, Repert. spec. nov. 1921. 17, 193—197.)
- Petersen, H. E.**, Nogle Studier over *Pimpinella Saxifraga* L. (Bot. Tidskr. 1921. 37, 222—240.)
- Pfeiffer, H.**, *Compectus Cyperacearum in America meridionali nascentium* II. (Fedde, Repert. spec. nov. 1921. 17, 227—239.)
- Schlechter, R.**, *Orchidaceae novae et criticae*. Decas LXX. (Ebenda. 267—272.)
- Sehnarf, K.**, Kleine Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermen. II. *Klugia zeylanica* (R. Brown) Gardn. (Österr. bot. Zeitschr. 1921. 70, 255—261. 1 Textabb.)

- Smith, C. P.**, Studies in the genus *Lupinus*. VI. The *Stiversiani*, *Concinni* and *Subcarnosi*. (Bull. Torrey Bot. Club. 1921. **48**, 219—234. 8 Textfig.)
- Stout, A. B.**, Sterility and Fertility in *Hemerocallis*. (Torreya. 1921. **21**, 57—62.)
- Touton, K.**, Die rheinischen Hieracien. Vorstudien zur neuen Flora der Rheinlande. I. Teil. Die Piloselloiden. (Jahrb. Nassauisch. Ver. f. Naturk. 1921. **73**, 41—73.)
- Urban, J.**, Phoradendron und Phoradendrum. (Fedde, Repert. spec. nov. 1921. **17**, 251—253.)

### Pflanzengeographie. Floristik.

- Almquist, E.**, Växtgeografiska bidrag. 4. Västergötland. (Bot. Notiser. 1921. 175—180, 221—222.)
- Arbost, J.**, La végétation de la Côte d'Azur et des Alpes-Maritimes. (Bull. Soc. bot. France. 1921. **68**, 255—280.)
- Astre, G.**, Contribution à l'étude de la répartition des zones biologiques sur les dunes méditerranéennes du golfe du Lion. (C. R. Acad. Sc. Paris. 1921. **172**, 1120—1123.)
- Bornmüller, J.**, Über *Tilia rubra* DC., spontan in Oberbayern, und einiges über ihr Vorkommen im südöstlichen Europa. (Mitteil. d. Deutsch. dendrolog. Gesellsch. Nr. 31. 1921. 121—123.)
- Diels, L.**, Die neuere Pflanzengeographie und ihre Darstellung im Botanischen Garten zu Berlin-Dahlem. (Ber. D. Pharm.-Gesellsch. 1921. **31**, 263—265.)
- Dinter, K.**, Index der aus Deutsch-Südwestafrika bis zum Jahre 1917 bekannt gewordenen Pflanzenarten. VIII. (Fedde, Repert spec. nov. 1921. **17**, 258 bis 265.)
- Emerson, F. W.**, s. unter Ökologie.
- Ginzberger, A.**, Beitrag zur Kenntnis der Flora der Scoglien und kleineren Inseln Süd-Dalmatiens. (Österr. bot. Zeitschr. 1921. **70**, 233—248.)
- Guyot, H.**, Le Valsorey. Esquisse de botanique géographique et écologique. (Journ. au Bull. de la Soc. bot. suisse, fasc. XXIX.) Zürich. 1921. 155 S.
- Handel-Mazzetti, H.**, Übersicht über die wichtigsten Vegetationsstufen und -formationen von Yunnan und S.W.-Satschuan. (Botan. Jahrbücher f. Systematik usw. 1921. **56**, Heft 5, 578—597.)
- Hentschel, E.**, Über den Bewuchs auf den treibenden Tangen der Sargassosse. (Beih. z. Jahrb. d. Hamb. Wiss. Anst. 1921. **38**, 26 S.)
- Kenoyer, L. A.**, Forest Formations and Successions of the Sat Tal Valley, Kumaon, Himalayas. (Journ. of Indian Bot. 1921. **2**, 236—258.)
- Kuhnholz-Lordat, G.**, Phytogéographie dynamique des dunes du golfe du Lion. (C. R. Acad. de Paris. 1921. **172**, 865—868.)
- Lüdi, W.**, Die Pflanzengesellschaften des Lauterbrunnentales und ihre Sukzession. Versuch zur Gliederung der Vegetation eines Alpenteles nach genetisch-dynamischen Gesichtspunkten. (Beitr. z. geobotan. Landesaufnahme 9. Pflanzengeogr. Komm. Schweizer. Naturf. Ges. Zürich. 1921. 364 S. 4 Vegetat.-Bilder, 2 Veg.-Karten u. Sukz. Taf.)
- Oye, P. van,** s. unter Ökologie.
- Pfeiffer, E.**, Flora von Wiesbaden. Namentliches Verzeichnis der in der Umgebung von Wiesbaden vorkommenden Farnpflanzen und Blütenpflanzen. (Jahrb. Nassauisch. Ver. f. Naturk. 1921. **73**, 1—40.)
- Richter, K.**, Über einige Pflanzen aus der näheren und weiteren Umgebung Bautzens. (2. Bericht.) (Festschr. z. Feier 75jähr. Best. Naturwiss. Ges. Isis, Bautzen. 1921. 39—80.)
- Rietz, G. E. du**, Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie (Upsala. 1921. 272 S.)
- , Naturfilosofisk eller empirisk växtsociologi. (Naturphilosophische oder empirische Pflanzensoziologie.) (Svensk Bot. Tidskr. 1921. **15**, 109—125.)
- , **Fries, Th., Oswald, H. und Tengwall,** Gesetze der Konstitution natürlicher Pflanzengesellschaften. (Flora och Fauna. 1920. **7**, 47 S.)

- Stojanov, N. und Stefanov, B.**, Für die Flora Bulgariens neue und seltene Pflanzen. (Österr. bot. Zeitschr. 1921. **70**, 296—298.)  
**Vierhapper, F.**, Die Kalkschieferflora in den Ostalpen. (Mit einer Karte.) (Ebenda. 1921. **70**, 261—293.)

### Palaeophytologie.

- Round, E. M.**, *Odontopteris genuina* in Rhode Island. (Bot. Gazette. 1921. **72**, 397—403.)

### Teratologie und Pflanzenkrankheiten.

- Dufrenoy, J.**, Bactéries anaérobies et gommose du Noyer. (C. R. Soc. Biol. 1921. **84**, 132—133.)  
**Thursten, H. W.**, and **Orton, C. R.**, s. unter Pilze.  
**Waterhouse, W. L.**, Studies in the Physiology of Parasitism. VII. Infektion of *Berberis vulgaris* by Sporida of *Puccinia graminis*. (Ann. of Bot. 1921. **35**, 557—565. 19 Fig.)

### Angewandte Botanik.

- Bezssonoff**, Sur l'action antiscorbutique de la pomme de terre crue, broyée et intacte. (C. R. Acad. Sc. Paris. 1921. **172**, 92—94.)  
**Brocadet, A. P.**, Plantes utiles du Brésil. Paris. 1921.  
**Cieslar, Ad.**, Über den Einfluß des Waldes auf den Stand der Gewässer. (Centralbl. f. Forstwesen. 1920. **46**, 337—359.)  
**Cook, M. T.**, Peach Yellows and Little Peach. (Bot. Gazette. 1921. **72**, 250—255. 2 Taf.)  
**Dinand, A. F.**, Handbuch der Heilpflanzenkunde. J. F. Schreiber, Eßlingen u. München. 1921. 300 S. (120 Textabb., 25 Farbtaf.)  
**Erdmann-König**, Grundriß der allgemeinen Warenkunde unter Berücksichtigung der Technologie und Mikroskopie. 16. durchges. Aufl. v. E. Remenowsky. Leipzig. 1921. 2 Bde. 36 u. 1196 S. (360 Abb., 15 Taf.)  
**Gandrup, J.**, Over de Kurklaag van Hevea-Schors.  
 —, Over den Steencellenring in de Schors van Hevea.  
 —, Over den Infloed van Teer op Hevea-Schors. (Mededeelingen van het Besoekisch Proefstation. Nr. 18, 19 u. 21. Auch Archief voor de Rubbercultuur. 1921. **5**. Nr. 7, 9 u. 11.)  
**Gilg, E.**, s. unter Allgemeines.  
**Gilg-Brandt**, Lehrbuch der Pharmakognosie. (Berlin. 1922. 3. Aufl. 423 S.)  
**Harrington, G. T.**, s. unter Physiologie.  
**Staffeld, U. und Babowitz, K.**, Berichte über Sortenversuche 1920. I. Teil: Wintersaaten. II. Teil: Sommersaaten. (Arbeiten d. Deutsch. Landwirtschafts-Gesellsch. 1921. Heft 312.)

### Technik.

- Larbaud**, Nouvelle technique pour les inclusions et les préparations microscopiques des tissus végétaux et animaux. (C. R. Acad. Sc. Paris. 1921. **172**, 1317 bis 1319.)  
**Rordorf, H.**, s. unter Bakterien.

### Verschiedenes.

- Borza, Al.**, Bibliographia botanica Romaniae annorum 1914—1920. (Buletinul de Informatii dela Universitatea din Clus. 1921. **1**, 41—53.)



Verlag von Gustav Fischer in Jena

---

Ab Januar erscheint wieder:

# Botanisches Centralblatt

Referierendes Organ für das Gesamtgebiet der Botanik

Im Auftrage der Deutschen Botanischen Gesellschaft

unter Mitwirkung von

L. Diels-Berlin, H. Kniep-Würzburg, H. Miele-Berlin

herausgegeben von S. V. Simon-Göttingen

Band 145 (Neue Folge Bd. 1)

„Referate“ und „Neue Literatur“

Preis: Mk 200.—, für das Ausland Mk 400.—

Die einzelnen Hefte erscheinen in zwangloser Folge.

Damit wird einem von vielen Seiten geäußerten Wunsche entsprochen und jeder auf dem Gebiet der Botanik Arbeitende wird nun in diesem Centralblatt wieder eine Zeitschrift besitzen, die ihn in Form von kurzen *Referaten* und *Literaturübersichten* über die gesamten Erscheinungen des In- und Auslandes auf dem Gebiete der allgemeinen Botanik unterrichtet und ihm die Kenntnis derselben so rasch als möglich vermittelt.

Die *Neue Folge* des Botanischen Centralblatts erscheint im Auftrag der *Deutschen Botanischen Gesellschaft* und wird von Herrn Prof. S. V. Simon-Göttingen, unter Mitwirkung der Herren Prof. L. Diels-Berlin, H. Kniep-Würzburg und H. Miele-Berlin herausgegeben. Damit ist die bestmögliche Ausgestaltung dieses referierenden Organs verbürgt.

Auch die äußere Form des Centralblatts ist trotz der Ungunst der Zeit wesentlich verbessert worden.

Der Preis für den Band beträgt Mk 200.—, für das Ausland (mit Ausnahme von Oesterreich und den ehemals österreichischen Staaten, Rußland und Polen) Mk 400.— zuzüglich Porto.

Bestellungen nehmen alle Buchhandlungen des In- und Auslandes, sowie auch die Verlagsbuchhandlung entgegen.

**Die Pflanzenstoffe**, botanisch-systematisch bearbeitet. Chemische Bestandteile und Zusammensetzung der einzelnen Pflanzenarten. Rohstoffe und Produkte. **Phanerogamen**. Von Prof. Dr. **C. Wehmer**, Dozent an der Techn. Hochschule zu Hannover. XVI, 937 S. gr. 8<sup>o</sup> 1911 Mk 140.—

Chemiker-Zeitung. 1911, Nr. 32: Das Buch zeichnet sich durch große Übersichtlichkeit aus. . . . Das Werk von Wehmer kann mit Recht einen Platz beanspruchen in den botanischen, physiologischen, biochemischen und pharmazeutischen Büchereien und Laboratorien. Auch dem technischen und landwirtschaftlichen Chemiker wird das Buch in phytochemischen Fragen ein nützlicher Ratgeber sein.

**Die Pflanze in ihren Beziehungen zum Eisen**. Eine physiologische Studie. Von Prof. Dr. **Hans Molisch**. Mit 1 farbigen Tafel. VIII, 119 S. gr. 8<sup>o</sup> 1892 Mk 12.—

**Die Hypothesen über die chemischen Vorgänge bei der Kohlen-säure-Assimilation** und ihre Grundlagen. Von Dr. **H. Schroeder**, a. o. Prof. d. Botanik a. d. Univers. Kiel. VIII, 168 S. gr. 8<sup>o</sup> 1917 Mk 18.—

**Pflanzenphysiologische Untersuchungen über Fermentbildung** und fermentative Prozesse. Von Prof. Dr. **Wilh. Detmer**, Jena. IV, 50 S. gr. 8<sup>o</sup> 1884 Mk 4.80

**Boden und Klima auf kleinstem Raum**. Versuch einer exakten Behandlung des Standortes auf dem Wellenkalk. Von Dr. **Gregor Kraus**, Prof. der Botanik. Mit 5 Abb. im Text, 1 Karte und 7 Tafeln. VI, 184 S. gr. 8<sup>o</sup> 1911 Mk 32.—

Inhalt: Einleitung. — I. Das Karbonat des Wellenkalkbodens: 1. Das Muttergestein. 2. Der Boden. — II. Bodenphysikalisches und Klimatisches: 1. Bodenbau (Morphologie des Bodens): Bodenprofil. Körnung (Körnigkeit) des Bodens. 2. Wassergehalt des Bodens. — III. Temperatur. — IV. Hygrometrisches. — V. Anemometrie. — Literatur.

Petermanns Geographische Mitteilungen. 1911, Heft 3: Die Formation, des Wellenkalks, bekannt durch ihre pflanzengeographischen Eigentümlichkeiten, wird in bisher wohl kaum erreichter Ausführlichkeit als Pflanzenstandort behandelt und mit dem Buntsandstein und Löß der Umgegend vom Gambach usw. (Maintal) verglichen; der genauen chemischen und physikalischen Untersuchung der Muttergesteine und ihrer Böden reihen sich kritische Studien über die Kalk- und Kieselflora an, ferner eingehende Betrachtungen über den Einfluß des Wassergehalts, der Exposition, Temperatur und des Windes auf die Vegetation, wobei sich selbst auf die kleinsten Strecken hin bedeutende Unterschiede in pflanzenphysiologischer und geographischer Hinsicht ergeben. Leiningen

**Das Eisen als das tätige Prinzip der Enzyme und der lebendigen Substanz**. Von **N. Sacharoff**. Ins Deutsche übersetzt von Dr. M. Rechtsamer in Odessa. Mit 15 Abbildungen auf 2 Tafeln. IV, 83 S. gr. 8<sup>o</sup> 1902 Mk 10.—

Inhalt: I. Über die Notwendigkeit der Anwendung zum Studium der Biologie einer streng deduktiven Methode. Konstruktion der das Wesen des vitalen Prozesses bestimmenden Grundhypothese. Die Lehre von der Anaerobiose. — II. Prüfung der konstruierten Hypothese durch Anwendung derselben auf die Erklärung der Enzymwirkung. Die Wirkung der Enzyme beruht auf der Oxydation und Reduktion eines eisenhaltigen Nukleins — Bionukleins. Die Notwendigkeit bei der Wirkung der Enzyme noch einer anderen Substanz — einer Hilfssubstanz. — III. Chemismus des in der lebendigen Substanz sich abspielenden Prozesses. Die oxydierende Fähigkeit dieser Substanz. Über die Beziehung der lebendigen Substanz zu den Enzymen. Die Formel des vitalen Prozesses. Die synthetische Tätigkeit der lebendigen Substanz. Das Wesen des Ernährungs- und des Wachstumsprozesses. Die Rolle der Kernsubstanz. IV. Was ist die Zelle? Die reduzierenden Stoffe als Schutz gegen äußeren Sauerstoff. Der aktive Sauerstoff. Die Zellteilung. Die Karyogynese. Konjugation. Geschlechtliche Fortpflanzung. Die Bewegung der lebendigen Substanz. — V. Die Muskelkontraktion. Die Nervenregung. Mechanismus der Tätigkeit der Sinnesorgane. Über den Chemismus der Prozesse, welche in dem Zentralnervensystem sich abspielen. Das Bewußtsein.

# ZEITSCHRIFT FÜR BOTANIK

HERAUSGEGEBEN

VON

HANS KNIEP UND FRIEDRICH OLTMANN'S

14. JAHRGANG HEFT 4

MIT 2 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 2 TAFELN



JENA  
VERLAG VON GUSTAV FISCHER  
1922

---

Monatlich erscheint ein Heft

---

Alle für die Zeitschrift bestimmten Sendungen (Manuskripte, Bücher usw.)  
bitten wir zu richten an  
Herrn Geh. Hofrat Prof. Dr. Oltmanns, Freiburg i. Br., Jacobistr. 23



# Inhalt des vierten Heftes.

I. Originalarbeit.	Seite
F. Rawitscher, Beiträge zur Kenntnis der Ustilagineen. II. Mit 2 Abbildungen im Text und Tafel III und IV . . . . .	273
II. Besprechungen.	
Akerman, A., Untersuchungen über Bastarde zwischen <i>Epilobium hirsutum</i> und <i>Epilobium montanum</i> . . . . .	301
Baur, E., Die wissenschaftlichen Grundlagen der Pflanzenzüchtung . . . . .	300
Beach, W. S., Liologic Speziation in the Genus <i>Septoria</i> . . . . .	325
Blakeslee, A. F., Cartledge, J. L., and Welch, D. S., Sexual Dimorphism in <i>Cunninghamella</i> . . . . .	326
Bos, E. C. van den, Action stimulante des sels azotés sur la germination de l' <i>Amarantus caudatus</i> . . . . .	310
Braun, H., und Cahn-Bronner, C. E., Über die synthetischen Fähigkeiten pathogener Bakterien und ihr biologisches Verhalten unter einfachen Ernährungsbedingungen . . . . .	327
Collander, Runar, Über die Permeabilität pflanzlicher Protoplasten für Sulfosäure-Farbstoffe . . . . .	308
Cribbs, J. E., Ecology of <i>Tilia americana</i> . II. Comparative studies of the foliar transpiring power . . . . .	318
Farneti, Rodolfo, Sopra il «brusone» del riso . . . . .	330
Guilliermond, A., Sur le chondriome de la cellule végétale. A propos d'une note récente de M. Dangeard . . . . .	320
Guttenberg, H. v., Untersuchungen über den Phototropismus der Pflanzen. III. Gibt es ein Sinusgesetz des Phototropismus? . . . . .	319
Harris, J. Arthur, On osmotic concentrations of the tissue fluids of phanerogamic epiphytes . . . . .	305
Höfler, Karl, Ein Schema für die osmotische Leistung der Pflanzenzelle . . . . .	307
—, und Stiegler, A., Ein auffälliger Permeabilitätsversuch in Harnstofflösung . . . . .	307
Lutman, B. F., Osmotic pressures in the potato plant at various stages of growth . . . . .	306
Meisenheimer, J., Geschlecht und Geschlechter im Tierreiche. I. Die natürlichen Beziehungen . . . . .	299
Metzner, P., Zur Mechanik der Geißelbewegung . . . . .	321
Nordhausen, M., Weitere Beiträge zum Saftsteigeproblem . . . . .	317
Rasmuson, Hans, Beiträge zu einer genetischen Analyse zweier <i>Godetia</i> -Arten und ihrer Bastarde . . . . .	303
Tröndle, A., Untersuchungen über das Sinusgesetz bei den geotropischen Reaktionen von <i>Lepidium</i> . . . . .	319
Ursprung, A., und Blum, G., Zur Kenntnis der Saugkraft IV. Die Absorptionszone der Wurzel. Der Endodermisprung . . . . .	314
—, Zur Kenntnis der Saugkraft V. Eine Methode zur Bestimmung des Widerstandes, den der Boden der Wasserabsorption durch die Wurzel entgegensezt . . . . .	314
Vogel, J., und Zipfel, Beiträge zur Frage der Verwandtschaftsverhältnisse der Leguminosen-Knöllchenbakterien und deren Artbestimmung mittels serologischer Untersuchungsmethoden . . . . .	330
Walter, Heinr., Über Perldrüsenbildung bei Ampelideen . . . . .	324
Weber, Friedl., Über die Winterruhe der Holzgewächse . . . . .	316
Wientjes, K., Accélération de la germination sous l'influence des acides . . . . .	310
Winterstein, Handbuch der vergleichenden Physiologie . . . . .	305
Ziehen, Th., Die Beziehungen der Lebenserscheinungen zum Bewußtsein . . . . .	297
III. Neue Literatur . . . . .	332
IV. Personalnachrichten . . . . .	336

Originalarbeiten, die den Umfang von drei Druckbogen (48 Seiten) überschreiten, können in der »Zeitschrift für Botanik« in der Regel nur dann aufgenommen werden, wenn die Verfasser für die drei Bogen überschreitende Seitenzahl die Kosten tragen. Jede lithographische Tafel wird als ein Bogen gerechnet.

## Beiträge zur Kenntnis der Ustilagineen. II.

Von

F. Rawitscher.

Mit 2 Abbildungen im Text und Tafel I und II.

Daß unsere Kenntnisse vom Lebenslauf der Brandpilze noch immer beträchtliche Lücken aufweisen, mag vor allem an ihrer Kleinheit liegen. Als die Untersuchung erschwerende Umstände kommen noch hinzu, daß die jüngeren Entwicklungsstadien sich meist der Beobachtung entziehen und das Vorhandensein der Pilze erst mit der Sporenreife auffällig wird. Es gelingt aber nicht immer leicht, die Sporen zur Keimung und gar zur Infektion zu veranlassen. Erst in allerletzter Zeit ist es einwandfrei geglückt, einen Brandpilz (*Urocystis Anemones*, Kniep 1921) seinen ganzen Entwicklungsgang in künstlicher Kultur zurücklegen zu lassen.

Von zytologischen Tatsachen ist am längsten bekannt die erstmalig von Dangeard (1893) beobachtete Verschmelzung zweier Zellkerne in den heranreifenden Sporen. Daß diese Kerne einer Paarkerngeneration angehören, die bei der lange umstrittenen Sporidienkopulation durch Kernübertritt aus der einen kopulierenden Sporidie in die andere entsteht, wurde für den Hafer- und Gerstenflugbrand im Jahre 1912 nachgewiesen, während beim Maisbrand die Paarkerne erst im parasitischen Zustand des Pilzes, in befallenen Maispflanzen kurz vor der Sporenbildung, als nach Fusion zweier Nachbarzellen auftretend gefunden wurden (Rawitscher 1912). Im Jahre 1914 konnte ich dann in einer vorläufigen Mitteilung über *Tilletia Tritici* berichten, daß die Paarkernigkeit hier in analoger Weise wie bei den Flugbrandarten bei der Sporidienkopulation entsteht, doch wurde die ausführliche Veröffentlichung dieser Untersuchung durch den Krieg vereitelt. Inzwischen teilte Paravicini

1917 eine Reihe von Beobachtungen mit, die im allgemeinen das von mir für die angegebenen Formen Gefundene bestätigen sollten und diese Ergebnisse auch auf eine Reihe weiterer Arten — so *Ust. Tritici*, *U. Dura*, *U. perennans*, *U. Vaillantii*, *U. longissima*, *U. Tragopogonis pratensis*, *U. Scabiosae*, *U. Scorzonerae*, *U. violacea*, *U. marginalis*, *Entyloma Calendulae*, *Urocystis Anemones*, *Uroc. Violae* — ausdehnten. Überall soll hier das Zweikernstadium bei der Sporidienkopulation entstehen. Nach Paravicinis Mitteilungen könnte es den Anschein gewinnen, als wäre nun für die Ustilagineen das Schicksal der Kerne, ihre Paarung und ihre schließliche Verschmelzung im großen ganzen bekannt und bis auf Unwesentliches übereinstimmend. Dies ist aber keineswegs der Fall, und schon eine Durchsicht der älteren Literatur lehrt uns, daß viele Formen sich diesem Schema wohl nicht einfügen lassen, besonders gibt es in allen Gruppen Arten, bei denen eine Sporidienkopulation gar nicht bekannt ist und es mindestens zweifelhaft erscheinen muß, ob ein Paarkernstadium überhaupt, vielleicht wie bei *U. Maidis*, zustande kommt oder nicht. Auch zwischen sehr nahe verwandten Formen scheinen hier große Unterschiede zu bestehen und so gibt, um nur wenige Beispiele zu nennen, Brefeld für *Urocystis Violae* ausdrücklich das Fehlen von Sporidienkopulationen an, während diese für *Ur. Anemones* nachgewiesen und erst neuerdings von Kniep genau beschrieben sind. Ähnlich wird das Verhalten der Gattung *Doassansia* geschildert, wo für *D. Alismatis* das Vorhandensein von Kopulationen bekannt ist, während diese bei *D. Sagittariae* sicher nicht vorkommen.

Während bei vielen Formen die Kopulation unter allen Umständen beobachtet werden kann, ist für andere Arten bekannt, daß die Sporidien bei Nährstoffmangel miteinander kopulieren, daß aber bei guter Ernährung die Kopulation unterbleiben kann. Eine Nachprüfung dieses Verhaltens in physiologischer und zytologischer Hinsicht steht noch aus<sup>1</sup>. — Weitere Lücken in unseren Kenntnissen bildet die Frage nach den konjugierten

<sup>1</sup>) Doch siehe bes. Zillig 1921. Nach Fertigstellung dieser Arbeit erschienen die Untersuchungen von Bauch, die zur Kenntnis der Kopulationsbedingungen bei *Ust. violacea* wertvolles Material liefern.



Kernteilungen, über die nur Paravicini einige Angaben macht, ohne diese aber durch Abbildungen zu belegen. Überhaupt sind Kernteilungen in dieser Gruppe wohl noch so gut wie gar nicht einwandfrei beobachtet worden, außer vielleicht von Harper. Deshalb wissen wir auch noch nichts über die Reduktionsteilungen, von denen theoretisch sicher ist, daß sie zwischen der Kopulation der Paarkerne und der Ausbildung der Sporidien stattfinden müssen, aber die noch niemals beobachtet worden sind. Über Ort und Zeit der ersten Kernteilungen bei der Keimung herrscht die größte Unklarheit, und es ist aus ihren Abbildungen zu schließen, daß mehrere Beobachter (wie Paravicini und Dastur) Dinge für Kerne gehalten haben, die in Richtigkeit keine sind.

Auf alle Unstimmigkeiten, die sich zwischen den Angaben der verschiedenen Beobachter ergeben und auch aus ihren Abbildungen hervorgehen, soll hier nicht eingegangen werden. Es sind eine große Anzahl von Fragen, die noch ihrer Erledigung harren, und auch die vorliegende Arbeit kann nur zu einem geringen Teil derselben Stellung nehmen.

Die hier mitzuteilenden Beobachtungen beziehen sich vor allen Dingen auf die Reduktionsteilungen, die bei *Tilletia Tritici* und *Cintractia Montagnei* untersucht wurden, sowie auf das Verhalten von *Urocystis Violae* und *Doassansia Sagittariae*, deren Sporidien nicht kopulieren sollen (Brefeld 1895)<sup>1</sup>.

### Untersuchungsmethoden.

Die Sporen der zu untersuchenden Brandpilze wurden in destilliertem oder Leitungswasser auf Objektträgern oder Uhrschälchen ausgesät und keimten dort innerhalb kurzer Zeit, wobei nur für *Doassansia Sagittariae* eine Ruheperiode erforderlich war. Es zeigt sich dabei, daß die meisten Sporen am besten keimen, wenn sie sich in der Nähe der Wasseroberfläche befinden. Solche Sporen, die bald nach der Aussaat untersinken, keimen schlecht, wenn sie von der Luft durch eine größere Wasserschicht getrennt sind. Besonders deutlich ist dies Verhalten bei *Doassansia* (s. S. 290). Will man nun gute Bilder von den Keimungsstadien erhalten, so ist es nicht

<sup>1</sup>) Über gegenteilige Angaben Paravicinis s. S. 287.

ratsam, diese mittels Eiweiß auf den Objektträgern anzukleben, weil mit dem Antrocknen immer eine bedeutende Schrumpfung des Materials Hand in Hand geht. Sicher sind hier die meisten Fehlerquellen der früheren Autoren zu suchen. Sehr gute Resultate erzielt man dagegen, wenn man sich der Äthermethode bedient, die Kniep (1921, S. 292) ausgearbeitet hat. Wo es sich aber um Untersuchungen der Kernstruktur und Teilungsfiguren handelt, wird man mit Vorteil ein anderes Verfahren anwenden, welche sich für all die kleinsten Organismen gleich gut eignet, die dem Untersucher so gern von den Objektträgern und aus den Färbenäpfchen davonschwimmen. Für solches Material stellt man sich Glasröhrchen von etwa 6—10 mm Weite her, die am unteren Ende kurz pipettenförmig ausgezogen sind. Dies Ende verschließt man mit ein wenig Watte und gießt nun die Flüssigkeit, in der sich die zu untersuchenden Objekte befinden, in das Röhrchen hinein. Das Untersuchungsmaterial bleibt dann als Filtrat in der Watte hängen und kann fixiert, ausgewaschen, gefärbt und bis in Xylol übertragen werden, indem man die Röhrchen nicht anders als Objektträger durch die benötigten Flüssigkeiten hindurchführt, die durch das nicht zu eng ausgezogene untere Ende in den Röhrchen aufsteigen können.

Zum Fixieren benutzte ich hauptsächlich Flemmings schwächeres Gemisch, das ich 15 Minuten einwirken ließ. Die Kernfärbungen wurden mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain hergestellt, Beizen und Färben je  $\frac{1}{2}$  Stunde. Um die Sporenmembranen durchsichtig zu machen, ließ ich das fixierte Material zunächst 12—24 Stunden in 1%  $H_2O_2$ -Lösung, in der die Sporen vollständig durchsichtig wurden.

Wo es sich um Untersuchung des parasitischen Zustandes von Brandpilzen handelte, wurden Mikrotomschnitte von 5 oder 7,5  $\mu$  Dicke nach den üblichen Methoden angefertigt.

### *Tilletia Tritici* (Bjerkander) Winter.

Daß in den reifenden Sporen des Weizenstinkbrandes zwei Kerne zur Verschmelzung gelangen, ist nach den Mitteilungen zahlreicher Autoren (Dangeard, Lutman, Paravicini) als gesichert zu betrachten und ebenso die Tatsache, daß die

Paarkerngeneration mit der Sporidienkopulation ihren Anfang nimmt (Rawitscher, Paravicini). Da die reifen Sporen sofort keimfähig sind, ist zu erwarten, daß die Chromosomenreduktion bei der Keimung der Sporen erfolgen muß. Die Sporidien werden bei den Tilletiinen als Kranz an der Spitze des Promyzelschlauches gebildet, der bei den von mir bisher beobachteten Formen — *Tilletia*, *Urocystis*, *Entyloma*, *Doassansia* — sich stets als einzellig erwies. Wo dieses Promyzel von den Autoren als mehrzellig beschrieben und abgebildet wurde (Paravicini, S. 76, IV, Fig. 2, 4, 6), sind für Zellwände ohne Zweifel die Wände, mit denen sich der lebende Teil des Keimschlauches gegen sein entleertes unteres Ende abkammern kann, gehalten worden.

Untersucht man junges, gut keimfähiges Sporenmaterial von *T. Tritici*, das nach drei Tagen schon Keimschläuche bildet, so kann man sich von der Tatsache leicht überzeugen, daß der lebende, Protoplasma haltende Teil stets einzellig ist.

Tilletiasporen keimen meist am besten gleich nach der Ernte; doch behalten sie ihre Keimkraft den ganzen Winter über bei, wobei sich allerdings die Zeitdauer bis zum ersten Auftreten der Keimschläuche von 2—3 bis auf 10 Tage mit wachsender Austrocknung der Sporen verlängern kann. Durch Aussaat der Sporen in Wassertropfen auf Objektträgern — Leitungswasser oder aqua destillata — erzielt man sehr gute Keimungen und hier wachsen die Keimschläuche so lange, bis ihre Spitze die Wasseroberfläche erreicht hat, wo sie ihren Sporidienkranz entwickelt. Zwischen dem lebenden Promyzel und seiner Mutterspore findet sich dann ein langer, leerer Schlauch, mit zahlreichen Septen. Läßt man die Sporen auf feuchter Erde (Paravicini) oder besser noch auf Tonschalen keimen, so unterbleibt die Septenbildung; das Promyzel ist kurz und schreitet fast sofort zur Sporidienbildung. Dies ist schon seit Brefeld bekannt. Sobald der Keimschlauch gebildet ist — und das beobachtet man leichter an Wasseraussaaten mit langen Promyzelschläuchen — enthält er 8—16 Kerne. Das konnte ich schon 1914 mitteilen und schloß daraus, daß die ersten Kernteilungen in der Spore vor sich gehen müßten. Paravicini teilte hingegen folgendes mit: »Bei der Keimung teilt sich der



Kern der Spore in zwei, dann reißt die Membran auf und das Promyzel tritt heraus, in das der eine der beiden Kerne wandert. Das Promyzel besteht aus einer, höchstens zwei Zellen, die je einen Kern enthalten (Fig. 1). An der Spitze des Promyzels teilt sich der Kern erst in zwei (Fig. 2), diese wieder je in zwei (Fig. 3 u. 4), und diese wiederum je in zwei, wodurch acht Kerne entstehen.« (Paravicini S. 76.) Die angezogenen Figuren 1 bis 4 sind allerdings so wenig überzeugend, daß es fraglich erscheinen muß, ob die dargestellten schwarzen Punkte überhaupt als Kerne zu deuten sind. Die erste Kernteilung, die in der Spore vor sich gehen soll, ist durch keine Figur belegt, auch sagt der Autor nicht, wie er sie durch die dicke, undurchsichtige Sporenwand hindurch beobachten konnte, besonders da er hier die auch von ihm sonst benutzte Bleichung mit Wasserstoffsuperoxyd nicht angewandt hat. Dastur will neuerdings gleichfalls die ersten Kernteilungen im Promyzelschlauch beobachtet haben, allerdings abweichend von Paravicini, aber seine Bilder sind wenig beweisend, seine Fixiermethoden offenbar gar nicht einwandfrei. Auch er achtet nicht auf die Vorgänge, die sich in den drei Tagen vor der Bildung des Keimschlauches in der Spore abspielen. Diese Vorgänge sind ohne weiteres sichtbar in den durchsichtigen Sporen von *Tilletia Lolii* (T. I, Fig. 20). Bei *T. tritici* kann man sie durch Entfärben der Sporenmembran mit Wasserstoffsuperoxyd leicht sichtbar machen.

Die wichtigsten der auf diese Weise erhaltenen Bilder sind auf Tafel 1 abgebildet. Fig. 1 zeigt eine reife einkernige *Tilletia*-spore. Hier liegt der Kern an der Wand und läßt von Struktur höchstens einen (mitunter auch zwei) Kernkörper erkennen. Sporen, die etwa 40 Stunden im Wasser gelegen hatten, zeigten (bei Versuchen, die Anfang September mit Brandmaterial vom gleichen Sommer bei Zimmertemperatur vorgenommen wurden) einen sehr vergrößerten Kern in einem offenbar synapsis-ähnlichen Zustand. Der Inhalt ist stark lichtbrechend, neben dem kreisrunden, großen Nucleolus zeigt sich häufig ein kleinerer; das Chromatin befindet sich in einem, mitunter auch zwei Netzen an der Wandung des Kernes (Fig. 2, 3). Einige Stunden später fixierte Sporen zeigten ganz auffällige Spirem-

stadien (Fig. 4) und bald sind hier 4 färbbare Körper in den deutlichsten Kernen häufig erkennbar. Bilder wie Fig. 5 kehren öfters wieder; ob es sich aber da wirklich um Chromosomen handelt, muß vor der Hand dahingestellt bleiben, vielleicht, bis andere Formen untersucht sind, bei denen auch die nachfolgenden Teilungsbilder größere Deutlichkeit besitzen. Die vier erwähnten Körper zeigen untereinander und mit dem Nucleolus sehr charakteristische Verbindungen, die wohl später gelöst werden (Fig. 6). Man wird den Eindruck nicht los, daß bei dem Anschwellen des Kernes den Chromatinmassen die Möglichkeit gegeben werden solle, sich zu entwirren. Ob wirklich die beiden Chromatinnetze den beiden kopulierenden Kernen entstammen, konnte ich leider nicht entscheiden, ebenso wenig, ob sie sich miteinander vereinigen. Da man den Sporen selber nicht ansehen kann, in welchem Stadium sie sich gerade befinden, muß man vorsichtig sein in der Deutung der Reihenfolge, in der diese Zustände einander ablösen.

Waren die Sporen bei der Fixierung etwa 46 Stunden alt, so zeigten sich neben den Sporen mit großen Synapsiskernen auch zahlreiche Sporen mit 4 Kernen. In solchen Präparaten finden sich die Stadien, die zwischen Ein- und Vierkernigkeit liegen. Sie gehen äußerst schnell vorüber und sind entsprechend selten. Sie beginnen damit, daß die Kernwandung undeutlich wird, und in solchen Kernen finden sich dann gern zwei größere färbbare Körper neben dem oder den Nucleolen (Fig. 7), die vielleicht durch Aneinanderlegen der zuerst beobachteten 4 Körper entstanden sein können. Die nun entstehende 1. Spindel (Fig. 8) wird offenbar intranuklear angelegt, sie ist so klein und schmal, daß in den vielen beobachteten Fällen niemals die Zahl der Chromosomen bestimmt werden konnte. Ob die in Fig. 9 abgebildeten 4 dunkleren Körper wirklich Chromosomen sind, läßt das Präparat nicht mit Sicherheit entscheiden. Dafür, daß der oder die Kernkörper im Plasma aufgelöst werden, sprechen die Fig. 8—10. Spätere Teilungsstadien wie Fig. 10 sind selten, häufiger werden aus der ersten Spindel, bevor diese aufgelöst ist, zwei zweite Spindeln gebildet, die zunächst in einer Ebene, bald aber senkrecht zueinander liegen (Fig. 11, 12). Auch hier waren keine Chromosomen zu zählen. Aus den beiden

Spindeln gehen 4 Ruhekerne hervor, die zunächst über Kreuz liegen, zwei gern der oberen, zwei der unteren Sporenwandung anliegend. (In Fig. 13 sind die oberen Kerne dunkler gehalten.) Diese Kerne zeigen stets einen Nucleolus, häufig — vor der nächsten Teilung? — zwei färbbare Körper außerdem (Fig. 14). Es wäre also gut möglich, daß im diploiden Kern 4, im haploiden 2 Chromosomen vorhanden sind.

Nunmehr wird eine dritte Kernteilung vollzogen, was in langsamerem Tempo vor sich geht. Auch werden innerhalb der Sporen die 4 Spindeln nicht streng gleichzeitig angelegt, wie Fig. 15, 16 zeigen.

Drei Tage alte Sporen zeigten meist 8 Kerne, die in der ganzen Spore verstreut lagen, auch diese befanden sich häufig in Teilung, so daß in sehr vielen Fällen bis 16 Kerne beobachtet wurden. An diesen Teilungen waren Einzelheiten nicht mehr festzustellen. Neben 16- kommen aber auch 10-, 12-, 14kernige Sporen vor, wenn nicht alle Kerne zur Teilung schreiten (Fig. 17). Sporen mit einer ungeraden Kernzahl habe ich indes nie beobachtet, und das mag damit zusammenhängen, daß schon bei der Teilung von 4 zu 8 Kernen das eine oder andere Kernpaar im Tempo vorausgeeilt oder zurückgeblieben ist (Fig. 15, 16). Solche Paare könnten sich dann gleich verhalten.

Im Alter von 3 bis 4 Tagen bilden die Sporen ihre Keimschläuche aus; es ist aber auffallend, daß zu dieser Zeit die Kerne fast stets in der Mitte der Spore zusammengeballt liegen (Fig. 18). Sie treten in den Keimschlauch erst dann ein (bei Wasserkulturen), wenn er eine gewisse Größe erreicht hat (Fig. 19—22); und im Gegensatz zu Paravicini fand ich ganz an der Spitze keine Kerne, wohl aber häufig — wie dies ja bei wachsenden Pilzhypen gewöhnlich ist — stärker färbbares Plasma. Die Zahl der Sporidien schwankt. In meinen Kulturen vom September 1921 zählte ich sehr häufig 16, auch 14, 12 und seltener 8; und ebenso verhält es sich mit der Zahl der Kerne. Im Keimschlauch konnte ich aber Kernteilungen nie beobachten, sämtliche Kerne sind schon in der Spore vorgebildet.

Hat der vielkernige Keimschlauch die Wasseroberfläche erreicht, so bildet sich der Sporidienkranz und es ist bekannt



(Rawitscher 1914, Paravicini), wie jede Sporidie einen Kern erhält und wie diese Kerne durch die gebildeten Kopulationsbrücken meist zur Paarung schreiten, während die Sporidien dem Keimschlauch noch aufsitzen. Die Kerne, die sich paaren, entstammen also in der Regel demselben Kopulationskern; daß sie trotzdem verschiedenen Geschlechtes sind, ist nach den Beobachtungen Knieps an *Ustilago violacea* und *Urocystis Anemones* wahrscheinlich, doch für *Tilletia* schwer zu beweisen.

Daß die bei der Sporidienkopulation entstehenden Kernpaare nun dauernd erhalten und durch konjugierte Teilung vermehrt werden, bis sie in der jungen Spore verschmelzen, ist mit Paravicini als wahrscheinlich anzunehmen, wiewohl seine Abbildungen nicht ganz beweisend sind. Die gegenteiligen Angaben Dasturs (1921), der eine Kernverschmelzung in den sekundären *Tilletiasporidien* angibt und danach ein- bis vielkernige Hyphen beobachtet hat, müssen jedenfalls mit Vorbehalt aufgenommen werden, nachdem seine anderen Beobachtungen sich zum Teil als unzutreffend herausgestellt haben. In meinen Schnitten durch infizierte Weizenblüten fand ich Hyphen und junge Sporen zweikernig und auch bei *Urocystis Violae* habe ich von der Sporidienkopulation bis zur Bildung der jungen Sporen alle Stadien zweikernig gefunden und ebenso seinerzeit beim Haferflugbrand.

Anders als bei *Tilletia* verhalten sich die ersten Kernteilungen der Ustilagiine:

### **Cintractia Montagnei (Tulasne) Magnus.**

#### **Taf. II.**

Das Genus *Cintractia* umfaßt eine Gruppe von Brandpilzen, die meist auf Cyperaceen vorkommt, in deren Fruchtknoten von einer »Columella« aus in zentrifugaler Reihenfolge die Sporen gebildet werden. Die Columella ist nichts anderes, als das Gewebe des Fruchtknotens, das vom Pilz nicht zerstört wird und aus dem die Hyphen heraustreten, um außerhalb zur Sporenbildung überzugehen. Da dies allmählich geschieht, findet man auf Querschnitten, von außen nach innen fortschreitend erst reife, dann junge Sporen, weiterhin Hyphenfragmente und Hyphen und schließlich, in der Mitte, das Fruchtknotengewebe,

das von Pilzhypen durchsetzt ist: die Columella. Die Einzelheiten in der Sporenbildung sind ähnlich wie beim Haferflugbrand (Rawitscher 1912). Am häufigsten ist wohl *Cintractia Caricis*, die an befallenen *Carex*-Arten einzelne auffällig dicke kohlschwarze Fruchtknoten erzeugt. Ihre Sporen, die nach Brefeld einer Ruheperiode bedürfen, konnte ich noch nicht zum Keimen veranlassen, dagegen gelang die Keimung leicht und äußerst schnell bei *C. Montagnei*, die auf *Rhynchospora*-Arten vorkommt und von Herrn Bartsch in der Bodenseegegend auf *Rh. alba* gesammelt worden war. Die Keimung dieser letzteren Form ist noch nicht beschrieben; die von *C. Caricis* (und ähnlich von *C. subinclusa*) schildert Brefeld — unter dem Gattungsnamen *Anthracoidea* — derart, daß die Spore ein zweizelliges Promyzel treibt. Am Ende jeder dieser Zellen sollen dann nacheinander mehrere Sporidien abgegliedert werden, die aber nicht kopulieren. Es liegt auf der Hand, daß dies eigenartige Verhalten uns eine abweichende Form der Reduktionsteilungen vermuten lassen muß. Die nähere Untersuchung gibt aber doch ein wesentlich anderes Bild.

Die Sporen von *C. Montagnei* sind 12—18  $\mu$  groß, dunkelbraun und keimen, auf Wasser ausgesät, binnen 8 Stunden. Nach etwa 14 Stunden betrachtet, zeigen sie Bilder, die den von Brefeld gezeichneten Figuren auf den ersten Blick ähneln, wie Fig. 1, 2 zeigen. Genauere Betrachtung, besonders der jüngeren Stadien, zeigt aber, daß das Promyzel 4zellig ist, wobei allerdings die unterste Zelle häufig »in der Spore stecken bleibt«. Sofort nach Ausbildung der trennenden Zellwände und fast mit denselben zu gleicher Zeit werden Kopulationsfortsätze gebildet, die zwei Nachbarzellen miteinander durch Resorption der sie trennenden Wand verbinden. Bis hierher ist das Verhalten ganz analog dem verschiedener *Ustilago*-formen, wo auch die Zellen des Promyzels mitunter durch seitliche Verbindungen miteinander kopulieren können (*Ust. avenae*, *Hordei* u. a.). Hier allerdings tritt diese Kopulationsform ganz regelmäßig und ausschließlich auf; zugleich sind die trennenden Zellquerwände und die Kopulationsfortsätze oft recht schwer sichtbar, was auch die irrige Schilderung Brefelds verständlich machen dürfte. (Vorausgesetzt natürlich, daß sich die von Brefeld untersuchten Arten wie

*C. Montagnei* verhalten, woran ich jedoch nach den Abbildungen nicht zweifle.) Von jetzt ab aber wird das Verhalten der kopulierenden Zellen dadurch wesentlich modifiziert, daß der Inhalt der einen Zelle nicht in die Nachbarzelle eintritt, sondern daß die Kopulationsbrücken selbst den Inhalt der beiden Zellen aufnehmen und zu zweikernigen Sporidien auswachsen, wie dies die Fig. 15, 16 zeigen. Bei den beiden obersten Zellen des Promyzels kommt es allerdings häufig vor, daß ihr Inhalt erst an der Spitze der oberen Zelle zur »sekundären« Sporidie auswächst, wie aus Fig. 2 ersichtlich. Vielfach sind es auch nicht die Nachbarzellen, die miteinander kopulieren; das in Fig. 16 abgebildete Verhalten ist gar nicht selten, und es ist sonderbar zu sehen, wie dann mitunter auch hier die Sporidien auf dem Kopulationsschlauch auswachsen. Niemals jedoch läßt sich beobachten, daß sich die erste Zelle mit der dritten oder die zweite mit der vierten verbindet. Daß die so gebildeten Sporidien nicht mehr miteinander kopulieren, wird uns nunmehr verständlich.

Die zweikernigen Sporidien ihrerseits sprossen zu neuen Sporidien aus, wobei der Inhalt der alten Sporidie mit seinen 2 Kernen vollständig in die junge hineinwandert, ein Vorgang, der sich mehrfach wiederholen kann. So können in einer Reihe 4—5 leere Sporidien hinter einer lebendigen liegen, mit der sie noch zusammenhängen. Eine nennenswerte Vermehrung derselben konnte aber in Wasser oder in Nährlösung nicht beobachtet werden. Daß die Infektion der Wirtspflanze durch diese Sporidien erfolgt und das weitere Verhalten dem der anderen bekannten Brandpilzformen entspricht, scheint mir wenig zweifelhaft, zumal die Kernverschmelzung in den reifenden Sporen normal verläuft.

Mit Ausnahme der Stelle, an der die 2 kernigen Sporidien gebildet werden, unterscheidet sich *Cintractia Montagnei* in nichts Wesentlichem von den Hafer- und Gerstenbrandarten. Doch konnte hier nie eine andere Form der Kopulation beobachtet werden, als die beschriebene. 1 kernige Sporidien, die abfallen, sich womöglich vermehren und dann erst kopulieren, wie bei *Ust. avenae* z. B. habe ich auch in Nährlösungen bisher nicht beobachten können, sah auch nie, daß Zellen verschie-



dener Promyzelien miteinander kopulierten, wie dies dort häufig geschieht.

Die Spore von *Cintractia Montagnei* erzeugt sonach immer 4 Kerne, die sich durch das beschriebene Kopulationsverfahren zu 2 Kernpaaren zusammenlegen. Die Entstehungsgeschichte dieser Kerne ließ sich an mit Wasserstoffsuperoxyd entfärbten Präparaten verfolgen und es zeigte sich, daß die Sporen von der Aussaat bis zur Keimung einen einzigen, recht kleinen Kern besitzen (Fig. 3), der erst, wenn der Keimschlauch eine bestimmte Größe erreicht hat, in denselben einwandert (Fig. 4). Schon bei der Wanderung, mitunter noch in der Spore, beginnt der Kern sich zu teilen,

Ein Anschwellen des Kernes, wie bei *Tilletia* konnte nicht beobachtet werden, und es ist schwer zu sagen, ob Bilder wie Fig. 5, die recht selten vorkommen, als Synapsis zu deuten sind.

Die daraufhin erfolgende Kernteilung war sehr häufig zu beobachten, obgleich die zwei ersten Teilungsschritte äußerst schnell vor sich gehen. Sie fielen bei fast allen Sporen in dieselbe Zeit von 8—9 Stunden nach der Aussaat, und so konnte es leicht gelingen, alle Stadien bei der Fixierung in genügender Menge zu erhalten. Die 1. Teilungsfigur ist in Fig. 6, 7 wiedergegeben; die 1. Spindel ist der von *Tilletia* ähnlich; auch hier scheint es, als ob 4 Chromatinmassen auf die beiden Kerne verteilt würden. Das spätere Kernteilungsstadium zeigt Fig. 8; die Reste der Spindel sind noch zwischen den beiden Tochterkernen vorhanden; letztere enthalten das Chromatin in zusammengeballter Form.

Spätere Spindelstadien sind nicht mehr zu erkennen, die Kerne trennen sich schnell und entfernen sich sehr weit voneinander. Die beiden Kerne treten sehr bald in ein neues Spindelstadium ein mit sehr schwer sichtbaren kleinen Teilungsfiguren. Zugleich kann eine Querwandbildung beide Spindeln voneinander trennen (Fig. 10); häufiger aber bleibt der Promyzelschlauch ungeteilt und es ist dann die Regel, daß der untere Kern der oberen Spindel und der obere Kern der unteren Spindel einander immer näher rücken, bis sie sich berühren, nebeneinander zu liegen kommen und nun aneinander vorbeigehen.

wandern. Daß sie tatsächlich aneinander vorbeiwandern, läßt sich allerdings nicht direkt wahrnehmen, da die Spindelfasern sehr bald undeutlich werden und andere Anhaltspunkte, den Ursprung der Kerne festzustellen, nicht gefunden wurden. Lebendfärbungen hatten bisher keinen Erfolg: wenn also die mittleren Kerne aneinander vorbeigewandert sind, läßt sich nicht mit Sicherheit erkennen, daß die nunmehr oben bzw. unten befindlichen beiden Kerne keine Schwesterkerne sind. Trotzdem kann es aber nicht zweifelhaft sein, daß in vielen Fällen ein Vorbeiwandern der Kerne tatsächlich stattfindet, denn die Fälle, wo die mittleren Kerne genau nebeneinander liegen, sind in den betreffenden Präparaten sehr häufig. Es ist auch bei der ersten, wie bei den zweiten Spindeln fast stets der Fall, daß die Tochterkerne so weit auseinanderweichen, wie dies der vorhandene Raum zuläßt. Von beiden Kernen des Zweikernstadiums liegt daher nach der Teilung oft der eine an der äußersten Spitze des Keimschlauches, während der andere dem jenseitigen Pol der Spore anliegt. Auch nach der zweiten Kernteilung weichen die Tochterkerne so weit voneinander, als es irgend geht; der oberste liegt dann wieder in der äußersten Spitze des Keimschlauches. Die Tochterkerne scheinen sonach nicht auseinandergezogen, sondern auseinandergedrückt zu werden, und so wäre das Vorbeiwandern der beiden mittleren Kerne zu verstehen.

Schließlich liegen die 4 Promyzelkerne in einer Reihe und sehr schnell, oft noch, bevor dies erreicht ist, werden die 3 Teilungswände gebildet; wie es scheint — aber dies ist schwer erkennbar — in beliebiger Reihenfolge nacheinander. Fig. 11—14 mögen dies Verhalten illustrieren.

Die 4 Promyzelkerne werden also in verschiedener Weise im Promyzel angeordnet, und wenn wir die beiden Abkömmlinge des oberen Kernes schwarz, die des unteren weiß zeichnen, so bekommen wir für ihre Verteilung im Promyzel die Anordnungen von Fig. 1 des umstehenden Schemas, von denen Fig. 1,1 die Reihenfolge der Kerne nach erfolgtem Vorbeiwandern zeigt, während Fig. 1,2 die Verteilung wiedergibt für den Fall, daß eine Verlagerung der Kerne unterbleibt, was ja sicher der Fall ist in den Promyzelien, in denen eine

mittlere Querwand vor der zweiten Kernteilung gebildet wird, aber auch in den anderen Fällen nicht ausgeschlossen ist.

Vergleichen wir mit Textfig. 1 die Textfig. 2, die die beiden vorkommenden Fälle von Kopulationen wiedergibt, so erscheint es sehr denkbar, daß die Fälle 1 und 2 hier den Fällen 1 und 2 in Fig. 1 derart entsprechen, daß in beiden eine Kopulation von Schwesterkernen vermieden wird. Gestützt wird diese Annahme durch die Beobachtung, daß im Fall 2 Fig. 2 die Basalzelle mitunter schon einen Kopulationsschlauch zur Spitze entsendet, während die mittleren Zellen noch nichts von einer Kopulation erkennen lassen.

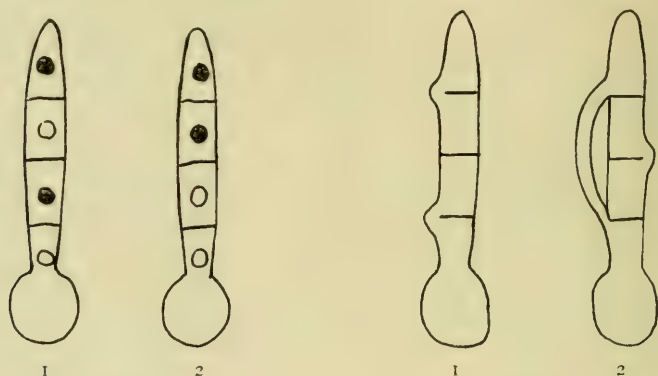


Abb. 1.

Abb. 2.

Andererseits wissen wir seit Knieps Untersuchungen an *Ust. violacea* und *Ust. Scabiosae* (1919), daß dort die Sporidien zweierlei Geschlechts sind und auch das Verhalten von *Urocystis Anemones* — dem das von *Cintractia* sehr ähnlich ist — läßt Kniep vermuten, daß von den vier kopulierenden *Urocystis*-sporidien zwei als Plus- und zwei als Minussporidien bezeichnet werden müssen (1921, S. 301). Diese Annahme wird durch das eigenartige Verhalten der *Cintractia*promyzelzellen sehr bestärkt. Beweise dafür zu geben, war mir bisher unmöglich, weil die Keimkraft der Sporen zu bald erlahmte, um umfangreiche Untersuchungen zu ermöglichen. Weil wir aber bei *Cintractia Montagnei* die möglichen Lagen der 4 Promyzelkerne kennen — was bei *Urocystis* wie allen *Tilletiinen* nicht der Fall ist —, so erscheinen hier Untersuchungen aussichts-



reicher und sollen fortgeführt werden. Zunächst handelt es sich darum zu wissen, ob 2 Schwesterzellen überhaupt nicht kopulieren können und, falls es gelingt, sie durch Sprossung zu vermehren, ob die Nachkommenschaft solcher Zellen auch nicht kopulationsfähig ist. Ist dies der Fall, so wird die Trennung der Geschlechter bereits beim ersten Kernteilungsschritt vollzogen. Wahrscheinlich eignen sich zu solchen Untersuchungen auch eine Reihe weiterer Ustilaginienspezies, bei denen die Promyzelzellen auch in der gleichen Weise kopulieren können, wie der Hafer- und der Gerstenflugbrand und vor allem, nach Fischer von Waldheims Zeichnung, auch *U. violacea* selber.

Daß die geschilderten ersten Kernteilungen von *Tilletia* und *Cintractia* nun für die beiden Gruppen der Tilletiinen und Ustilaginien typisch sein sollten, ist nicht ohne weiteres anzunehmen. Immerhin hat Kniep bei *Urocystis Anemones* 4 Kerne in der keimenden Spore beobachtet, was dem Verhalten von *Tilletia* entspricht, und ich habe bei *Urocystis Violae*, *Entyloma Calendulae* und *Doassansia Sagittariae* ähnliches gefunden. Bei *Ustilago longissima* hingegen gehen wie bei *Cintractia Montagnei* die ersten Kernteilungen im Promyzelschlauch vor sich.

Die nun folgenden Mitteilungen beziehen sich auf das Vorhandensein bzw. Fehlen von Sporidienkopulationen.

#### *Urocystis Violae* (Sowerby) Fischer von Waldheim.

Tafel II, Fig. 18—21.

Wie schon eingangs erwähnt, wurden von den früheren Beobachtern, insbesondere von Brefeld bei der Keimung von *Uroc. Violae* keine Kopulationen beobachtet, ihr Fehlen sogar hervorgehoben (1895, S. 177), so daß hier einer der Fälle vorzuliegen schien, wo in einer Gattung neben Arten mit sicher kopulierenden Sporidien andere vorkommen, bei denen entweder das Paarkernstadium gar nicht oder auf eine von der üblichen abweichenden Weise gebildet wird. Allerdings liegen Angaben von Paravicini vor, wonach eine Kopulation doch vorkommen soll. Dieser Autor beschreibt die Keimung folgendermaßen: Das Promyzel tritt aus der Spore durch einen Riß. Es ist kurz und besteht aus höchstens ein bis zwei Zellen. An

der Spitze teilt sich der Kern zwei- bis dreimal, so daß vier bis acht Kerne entstehen. Zugleich bilden sich endständig eine entsprechende Zahl kurzer dicker Auswüchse, in die je ein Kern wandert (Fig. 24). Wir betrachten diese Organe als Sterigmen analog denjenigen von *Tilletia Tritici*, und nicht als Primärkonidien. Aus ihnen sprossen dünne, kurze Myzelfäden, die endständig je eine spindelförmige Konidie abschnüren. Die in den Sterigmen sich befindenden Kerne wandern mit dem Protoplasma durch die Myzelfäden in die Konidien, worauf diese leicht abfallen (Fig. 25). Dann treten sie paarweise in Kopulation. Durch einen längeren oder kürzeren Verbindungsschlauch, der je ein Ende der Konidien verbindet, wandert der eine Kern aus einer Konidie in die andere (Fig. 26).<sup>c</sup> Unter Hinweisung auf die schon bei *Tilletia* geäußerte Kritik sei hier nur noch gesagt, daß auch die Mitteilung der Sporidienkopulation nicht den Tatsachen entspricht. Die endständigen spindelförmigen Konidien sind nicht ein-, sondern zweikernig (Fig. 19) und können durch Sprossung, genau wie dies für die *Cintractia*-sporidien geschildert wurde, zu neuen Sporidien auswachsen, in die das Protoplasma und die beiden Kerne hinüberwandern. Bis auf die lineale Form der *Cintractia*konidien erhält man hier ganz gleiche Bilder. Durch den engen Kanal wandern naturgemäß die Kerne einer nach dem andern; es entsteht also jeweils ein Zustand, in dem Mutter- und Tochtorsporidie je einen Kern enthalten, und solche Stadien sind es wohl, die Paravicini für Kopulationen gehalten hat. Zum Unterschied von *Cintractia* sieht man aber die *Urocystis*sporidien auch in lebhafter Vermehrung begriffen und dabei kommen regelrechte konjugierte Teilungen vor (Fig. 20). Es ist bei der Kleinheit der Kerne nicht immer leicht gewesen, hiervon deutliche Bilder zu erhalten und solche sind bisher auch nicht zur Darstellung gebracht worden, obwohl Paravicini an einigen Stellen konjugierte und nichtkonjugierte Teilungen gesehen zu haben angibt. Es lassen sich konjugierte Teilungen auch im parasitischen Zustand dieses und anderer Brandpilze nachweisen, während ich Einzelteilungen von Kernen des Paarkernstadiums bisher noch nicht beobachten konnte, ohne jedoch mich der Möglichkeit ihres Vorkommens verschließen zu wollen.

Was nun das Entstehen des Paarkernstadiums bei *Urocystis Violae* betrifft, so habe ich lange Zeit vergeblich nach der Stelle des Kernübertritts gesucht, fand aber schließlich, daß hier der prinzipiell gleiche Fall vorliegt wie bei *Uroc. Anemones* (Kniep 1921). Es werden aber hier nicht vier, sondern in der Regel acht Sporidien angelegt, die zunächst einkernig sind, und dann an der Basis sehr kleine Fusionsbrücken bilden, die man in der gedrängten Sporidienmenge nur schwer erkennen kann, und die offenbar auch von Brefeld übersehen worden sind. Die Analogie mit *U. Anemones* ist vollkommen. Wie dort häufig 3 Sporidien gebildet werden und der Keimschlauch selbst den 4. Kern enthält, so finden sich hier oft nur 7 Sporidien und der Keimschlauch enthält den 8. Kern. Fig. 19 zeigt diesen 8. Kern beim Übertritt in die 7. Sporidie. Da aber somit für *Uroc. Violae* das gleiche Verhalten wie für *Uroc. Anemones* festgestellt ist, soll dieser Hinweis genügen, und es kann wohl scheinen, als ob auch für andere *Urocystis*-arten das geschilderte Verhalten zuträfe.

*Uroc. occulta* wenigstens scheint sich nach R. Wolffs Zeichnungen (Bot. Zeitg., 1873, T. VII, Fig. 6, 7, 9, 10) ganz ähnlich zu verhalten wie *Uroc. Anemones*. Wie ich mich überzeugt habe, liegt auch der Fall bei *Entyloma Calendulae* nicht viel anders, mit der Modifikation, daß hier oft 6 Sporidien gebildet werden, und daß die Kopulationsbrücken nicht nur am Grunde, sondern ebensooft an der Spitze der Sporidien gebildet werden, wie dies schon de Bary abgebildet hat (a. a. O. Fig. 81). In all diesen Fällen scheinen sich aber nur Kerne zu paaren, die vom selben Fusionskern abstammen.

Die Entwicklung, die *Urocystis Violae* als Parasit in der Veilchenpflanze nimmt, fügt sich dem allgemeinen Schema gut ein: der Pilz entwickelt interzellulare zweikernige Hyphen, die mittels gallertiger Scheiden die Zellen der Wirtspflanze auseinander drängen, diese zugleich zu nachträglichem Wachstum und Zellteilungen anregend. Die Bildung der knäuelartigen Sporenmassen geschieht dadurch, daß eine oder einige Hyphen sich spiralig einrollen und mehrfach teilen. In solchen Hyphenstücken lassen sich dann konjugierte Teilungen nachweisen. Bekanntlich sind nicht alle Sporen eines Ballens lebendig und



keimfähig, sondern die Randsporen sind tot und lufthaltig. Bei der Anlage der jungen Sporen ist zunächst kein Unterschied zu gewahren; auch die äußeren zeigen Plasma und zwei Kerne, später aber wachsen einige der Sporen stark heran, bis sie in der Mitte zusammenstoßen (Fig. 21), wobei sie degenerierende Sporenanlagen zwischen sich zerdrücken. Zu gleicher Zeit verlieren auch die äußeren Sporen ihren Inhalt und werden nun mit Luft erfüllt, die offenbar dazu dient, beim Keimen die Sporenballen an der Wasseroberfläche zu halten.

Die Verschmelzung der Paarkerne findet in den jungen Sporen statt, wenn dieselben noch nicht ausgewachsen sind, und die Kerne sind dann noch recht klein. Die Sporenkeimung findet bei in Freiburg gesammeltem Material ohne Ruheperiode und zu jeder Jahreszeit statt und das ist verständlich, denn in milden Wintern hören hier die Veilchen nicht auf zu blühen, wenigstens an geschützten Stellen (vgl. Kniep 1921).

### *Doassansia Sagittariae* (Westendorp) Fisch.

Taf. II, Fig. 22, 23.

Ein anderes Verhalten als *Urocystis Violae* zeigt *Doassansia Sagittariae*, die in den Blättern des Pfeilkrautes (*Sagittaria sagittifolia*), meist in den Atemhöhlen, ihre Sporenballen erzeugt. Auch diese Sporenballen, die eine beträchtliche Größe erreichen können, sind von einer Schicht toter, luftführender Sporen umgeben, so daß sie nach dem Freiwerden auf der Wasseroberfläche schwimmen. Die Keimung, die zuerst von Fisch und Brefeld untersucht wurde, erfolgt erst nach einer Ruheperiode und geht in der Natur wohl so vor sich, daß durch Zerfaulen der Blätter die Sporenballen frei werden, an die Oberfläche steigen und nun erst keimen. Die Keimung ist aber durchaus nicht, wie angenommen wird, an die Jahreszeit gebunden. Es gelingt, sie jederzeit herbeizuführen, auch im Winter, wenn man das Material unter Wasser aufbewahrt und erst zum Keimen an die Oberfläche aufsteigen läßt. Denn bei *Doassansia sagittariae* zeigt sich besonders deutlich das starke Sauerstoffbedürfnis der Brandsporen bei ihrer Keimung<sup>1</sup>. Erst

<sup>1</sup>) Bauch sah bei Sauerstoffmangel die Sporidienkopulation von *Ust. violacea* ausbleiben.

wenn sie in die Nähe der Oberfläche gelangt sind, keimen die Sporen aus, und zwar dann innerhalb 10—18 Stunden. Die Keimung zeigt zunächst den für Tilletiinen typischen Verlauf mit der Eigenart, daß die Sporidien unter Wasser gebildet werden. Die besten Bilder davon lassen sich gewinnen, wenn man die Sporenballen vorsichtig zerreibt und in einem Tropfen Wasser verteilt.

Es zeigt sich nun, daß gewöhnlich 6, 7 oder 8 Sporidien auf dem nicht sehr langen Promyzel gebildet werden, und daß diese Sporidien nicht fusionieren.

Während ihrer Ausbildung hat sich der Sporenkern 3 mal geteilt, wobei die letzten Teilungen meist im Promyzelschlauch vor sich gehen. Nun wandert jeder der 8 Kerne in eine der Sporidien, und wo nur 6 oder 7 Sporidien vorhanden sind, bleiben die übrigen Kerne im Promyzel liegen. Noch während sie auf dem Promyzel aufsitzen, sprossen die Sporidien zu neuen Sporidien aus. Die erstgebildeten sowie die sekundären Sporidien sind 1kernig; Kopulationen kommen nicht vor, und man kann auch stets alle primären Sporidien zu sekundären Sporidien auswachsen sehen. Der ganze Inhalt der Muttersporidie entleert sich meist nicht in die Tochtersporidie, diese erhält häufig nur einen Teil des Plasmas, und da der Kern sich zugleich geteilt hat (Fig. 22), den Tochterkern. Die Vermehrung der Sporidien ist sehr lebhaft und führt dazu, daß die ganze Wasseroberfläche schließlich mit einer Kalmhaut solcher 1kerniger Sporidien überzogen ist, durch die die Infektion der jungen Sagittariablätter vollzogen wird, wie schon Brefeld bekannt war. Sind Kerne und Plasma im Promyzelschlauch zurückgeblieben, so beteiligen auch diese sich an der Vermehrung, indem nachträglich am Promyzel weitere Sporidien erzeugt werden, in die diese Kerne dann einwandern. Nur der letztzurückgebliebene Kern macht häufig eine Ausnahme, indem er sich im Promyzel teilen kann, und nur sein Tochterkern in eine neugebildete Sporidie eintritt, ein Vorgang, der sich öfters wiederholen kann (Fig. 22).

Durch das Ausbleiben der Kopulation weicht *Doassansia sagittariae* erheblich von *Doassansia Alismatis* ab, für welche Form das Vorkommen von Kopulationen festgestellt wurde.

(Brefeld, Cornu, Setchell), die übrigens den Hufeisenkopulationen der Urocystisarten ganz ähnlich sind.

Ein Paarkernstadium tritt aber auch bei *D. Sagittariae* ein, indes erst ziemlich kurz vor der Sporenbildung. Mit den einkernigen Sporidien geimpfte *Sagittariapflanzen* enthielten in ihren Interzellularen zunächst nur 1kernige Hyphen; vor der Sporenbildung aber wurden diese 2kernig, und die jungen Sporen zeigten verschmelzende Paarkerne, nicht anders, als dies Lutmann für *D. Alismatis* schon beschrieben und abgebildet hat, so daß also die hier herrschenden Verhältnisse durchaus an *Ustilago Maydis* erinnern. Auch dort hatte sich ja gezeigt (Rawitscher 1912), daß die Sporidienkopulationen ausbleiben; auch dort vermehren sich die 1kernigen Sporidien stark und infizieren die Maispflanze mit 1kernigen Hyphen.

Der Paarkernzustand kommt dort ebenfalls kurz vor der Sporenbildung zustande, indem zwischen 2 Nachbarzellen eine Querwand ganz oder teilweise aufgelöst wird, so daß die Kopulation also hier erst nachträglich stattfindet. Und ebenso scheint sich auch *Doass. Sagittariae* zu verhalten, allerdings ohne daß ich bisher den sehr mühseligen Beweis dafür hätte erbringen können. Denn in den im Sommer 1921 infizierten Pflanzen hatte sich der Pilz so stark entwickelt, daß die Bilder wenig übersichtlich waren. Immerhin sah ich häufiger jene unregelmäßigen, dickeren Zellen, die den Kopulationsbildern bei *U. Maidis* zu entsprechen scheinen.

Die hier mitgeteilten Untersuchungen lassen zunächst erkennen, daß die Einförmigkeit im Verhalten der Brandpilze durchaus nicht so groß ist, als es die in den letzten Jahren veröffentlichten Mitteilungen der verschiedenen Beobachter scheinen lassen. Stellen wir uns vor, daß die Kopulation von Zellen, die vom selben Kopulationskern abstammen, bereits einen Rückschritt im geschlechtlichen Verhalten bedeuten, so würden wir in den Ustilagineen eine Familie sehen, in der dieser Rückschritt in verschiedenem Maße durchgeführt ist. Bei den Tilletiinen scheinen Kopulationen der Sporidien desselben Promyzels die Regel; bei den Urocystisarten, bei *Doassansia Alismatis* scheint eine andere Art der Kopulation aus-



geschlossen, und auch bei *Tilletia* und *Entyloma* zum mindesten recht selten zu sein. Bei den *Ustilago*-formen dagegen kommen auch Kopulationen von Sporidien verschiedenen Ursprungs vor; aber nirgends müssen die Sporidien — soweit bekannt — verschiedenen Sporen entstammen, um kopulationsfähig zu sein.

Wir können ferner innerhalb der großen Gruppe zwei verschiedene Entwicklungsrichtungen beobachten: eine führt dazu, den haploiden Zustand möglichst auszudehnen, und die extremsten Beispiele hierfür, die wir bis jetzt kennen, sind *Ustilago Maidis* und *Doassansia Sagittariae*. Die andere Richtung führt zu Formen mit sehr kurzer haploider Entwicklung, und *Urocystis Anemones* mit nur 4 haploiden Zellen wäre neben *Cintractia Montagnei* für diese Tendenz der extremste jetzt bekannte Vertreter. *Doassansia Alismatis*, die sich offenbar fast genau so verhält, ist aber die nächste Verwandte von *D. Sagittariae*! Das sexuelle Verhalten richtet sich somit keineswegs nach der Verwandtschaft. Formen bei denen die Sexualität ganz unterdrückt wäre, die also nur im einkernigen oder paarkernigen Zustand vorkämen, sind bisher nicht bekannt; Kernverschmelzungen in der heranreifenden Spore sind bei allen daraufhin untersuchten Arten beobachtet worden.

Die Reduktionsteilungen gehen bei der Sporenkeimung vor sich und zwar scheint die Entstehung von 4 Tochterkernen aus dem Sporenkern zum mindesten erforderlich, bevor Kopulationen eintreten können. Die *Ustilago*-formen erzeugen wohl allgemein ein 4zelliges Promyzel mit 4 Primärsporidien. Bei den *Tilletiinen* ist das Promyzel wohl stets einzellig, die Zahl der Primärsporidien aber schwankend. Hier werden so viele Kerne erzeugt, als später Sporidien gebildet werden, oder mitunter, — wo ein Promyzelrest als Sporidie fungiert — ein Kern mehr. Die Mindestzahl ist 4 bei *Urocystis Anemones*; die bisher beobachtete Höchstzahl ist 16 bei *Tilletia Tritici*. Bei *Neovossia*, wo 30—50 Sporidien gebildet werden sollen, müssen wir einen Zerfall des Sporenkerns in ebensoviele Tochterkerne erwarten.

---

### Zusammenfassung.

1. Bei *Tilletia Tritici* (und *T. Lolii*) findet die Reduktionsteilung innerhalb der Spore statt; hier werden bereits so viele Kerne vorgebildet, als später Sporidien am Promyzel gebildet werden.

2. Bei *Cintractia Montagnei* finden die ersten Kernteilungen nicht in der Spore statt, sondern bei der Keimung des Promyzels in diesem. Dabei treten zwei verschiedene Verteilungsmodi der 4 Promyzelkerne auf.

3. Die Kopulation findet zwischen je zweien der ersten vier Zellen des Promyzels von *Cintractia* statt, und zwar kann sie ebenfalls in zwei verschiedenen Weisen vor sich gehen.

4. *Urocystis Violae* verhält sich ebenso wie *Urocystis Anemones* nach Knieps Mitteilung, nur daß hier meist 8 (7) primäre und 4 sekundäre zweikernige Sporidien entstehen.

5. *Doassansia Sagittariae* zeigt keine Sporidienkopulationen. Hier sind auch die sekundären, tertiären usw. Sporidien einkernig, ebenso die infizierenden Hyphen. Das Paarkernstadium tritt erst kurz vor der Sporenbildung auf; das Verhalten erinnert an *Ustilago Maidis*.

---

Da die hier mitgeteilten Untersuchungen noch nicht abgeschlossen sind, mag ihre Unvollständigkeit entschuldigt werden. Auch an dieser Stelle sei Herrn Dr. Funk, Frl. Dr. R. Stoppel, Herrn Prof. Moebius, Herrn Prof. Kniep, Herrn Dr. Laibach und Herrn Joh. Bartsch mein wärmster Dank für lebenswürdige Unterstützung mit Material ausgesprochen, für das ich auch in Zukunft allen freundlichen Übersendern dankbar sein werde.

Freiburg i. B., Botanisches Institut, im Januar 1922.

---

## Zitierte Literatur.

- Bauch, R., Kopulationsbedingungen und sekundäre Geschlechtsmerkmale bei *Ustilago violacea*. Biol. Centralbl. 1922. **42**, 9—38.
- Brefeld, C., Botanische Untersuchungen über Hefepilze. Unters. a. d. Gesamtgebiete der Mykologie. Heft 5. Leipzig. 1883. Heft 11, 12. Münster. 1895.
- Cornu, Sur quelques Ustil. nouv. ou peu connues. Ann. sc. nat. Bot. 1883. 6. sér. **15**, 269—296.
- Dangeard, P. A., Recherches sur la reprod. sex. des champignons. Le Botaniste. 1893. **3**, 240—281.
- Dastur, Jehangir, Cytology of *Tilletia Tritici*, Bjerk. Wint. Ann. of Bot. 1921. **35**, No. 139, 399—408.
- Fisch, Entwicklungsgeschichte von *Doassansia Sagittariae*. Ber. d. d. bot. Ges. 1884. **2**, 405—413.
- Fischer v. Waldheim, Beiträge zur Biologie und Entwicklungsgeschichte der Ustilagineen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1869. **7**, 61—145.
- Harper, R. A., Nuclear phenomena in certain stages in the development of the smuts. Trans. of the Wisconsin Acad. 1899. **12**, part. II. 475—498.
- Kniep, H., Über *Urocystis Anemones* (Pers.) Winter. Zeitschr. f. Bot. 1921. **13**, 289—311.
- , Untersuchungen über den Antherenbrand. Ebenda. 1919. **11**, 257—284.
- Lutman, B. F., Some contributions to the life history and cytology of the smuts. Trans. of the Wisconsin Acad. 1910. **16**, part. II. 1191—1244.
- Paravicini, E., Untersuchungen über das Verhalten der Zellkerne bei der Fortpflanzung der Brandpilze. Ann. mycologici. 1917. **15**, 57—96.
- Rawitscher, F., Beiträge zur Kenntnis der Ustilagineen. Zeitschr. f. Bot. 1912. **4**, 673—706.
- , Zur Sexualität der Brandpilze: *Tilletia Tritici*. Ber. d. d. bot. Ges. 1914. **32**, 310—314.
- Schellenberg, H. C., Die Brandpilze der Schweiz. Bern. 1911. (Bd. III, Heft 2 der Beitr. z. Kryptogamenflora d. Schweiz.)
- Winter, Notizen über die Familie der Ustilagineen. Flora. 1876. **59**, 145—152, 161—172.
- Zillig, Hermann, Über spezialisierte Formen beim Antherenbrand, *Ustilago violacea* (Pers.) Fuck. Centralbl. f. Bakt., Parasitenkunde u. Infektionskrankh. 1921. **53**, II, 33—74.



## Figurenerklärung.

### Taf. I, II.

Die Figuren wurden mit Hilfe Zeißscher Apochromate und Kompensationsokulare und des Abbeschen Zeichenapparates bei den angegebenen Vergrößerungen entworfen und auf  $\frac{2}{3}$  verkleinert.

### Taf. I. *Tilletia Tritici*.

Fig. 1. Ruhende Spore. 1000:1.

Fig. 2—7. Sporen, die 47 Stunden in Wasser angekeimt waren; die Kerne verschiedene Synapsis-ähnliche Zustände zeigend. 1500:1.

Fig. 8—10. Der erste Kernteilungsschritt. Sporen 47 Stunden alt. 1500:1.

Fig. 11, 12. Der zweite Kernteilungsschritt. Sporen 47 Stunden alt. 1500:1.

Fig. 13, 14. Vierkernstadium. Sporen 47 Stunden alt. 1500:1.

Fig. 15—18. Sporen 2—3 Tage alt. 8—16 Kerne zeigend, zum Teil in Teilung. 1000:1.

Fig. 19—22. Bildung des Keimschlauchs. 750:1.

Fig. 20. Dasselbe bei *Till. Lolii*, nur 4 Kerne zeigend, Spore nicht mit  $H_2O_2$  gebleicht. 750:1.

### Taf. II.

Fig. 1—17. *Cintractia Montagnei*.

Fig. 1, 2. Sporenkeimung nach dem Leben. 500:1.

Fig. 3—6. Bildung des Keimschlauches bis zur 1. Kernteilung. 1000:1.

Fig. 7. 1. Kernteilung. 1500:1.

Fig. 8. Dasselbe, späteres Stadium. 1000:1.

Fig. 9—11. Bildung der 4 Promyzelkerne, ohne daß die mittleren Kerne aneinander vorbei wandern können. 1000:1.

Fig. 12—14. Die mittleren Kerne können aneinander vorbei wandern. 1000:1.

Fig. 15, 16. Kopulationsfiguren. 1000:1.

Fig. 17. Zweikernige Sporidien. 1000:1.

Fig. 11 und 15 zeigen nicht gebleichte Sporen.

Fig. 18—21. *Urocystis Violae*.

Fig. 18. Keimung. 750:1.

Fig. 19. Sporidienkopulation. 750:1.

Fig. 20. Zweikernige Sporidien, sich vermehrend. 1000:1.

Fig. 21. Bildung der Sporenballen. 750:1.

Fig. 22, 23. Keimung der Sporen und Vermehrung der Sporidien bei *Doassansia Sagittariae*. 750:1.



## Besprechungen.

### Ziehen, Th., Die Beziehungen der Lebenserscheinungen zum Bewußtsein.

Abhandlungen zur theoretischen Biologie. Herausgeg. von J. Schaxel. Heft 13.  
Berlin. 1921. 66 S.

In der sehr lesenswerten, klar geschriebenen Schrift wird das alte Problem der Beziehungen zwischen Psychischem und Physischem erörtert. Der Titel ist so zu verstehen, daß mit Lebenserscheinungen nur die materiellen Lebensvorgänge gemeint sind: Bewußtsein ist die Gesamtheit der psychischen Prozesse. Das Vorhandensein unbewußter psychischer Vorgänge lehnt Verf. strikte ab. Er erklärt sich als entschiedener Gegner dieser von manchen Vitalisten zur Erklärung der Zweckmäßigkeit in der organischen Natur gemachten Annahme, wie er überhaupt dem Vitalismus in jeder Form die Gefolgschaft versagt. Schon die Unmöglichkeit einer scharfen Begrenzung der Lebensvorgänge läßt ihn den mechanistischen Standpunkt als den wahrscheinlicheren annehmen.

Die Abhandlung hat nicht, wie man aus dem Titel schließen könnte, erkenntnistheoretischen Charakter, sondern es wird die Frage untersucht, was als Kriterium für das Vorhandensein von psychischen Vorgängen angenommen werden kann. Der exakte Nachweis für das Vorhandensein psychischer Prozesse ist ja bekanntlich schon bei unseren Mitmenschen nicht möglich. Wir selbst erleben die Bewußtseinsvorgänge; bei anderen Menschen, bei Tieren usw. können wir sie nur erschließen. Dieser Schluß ist stets ein Analogieschluß, der um so unsicherer wird, je weiter wir uns im phylogenetischen Sinne vom Menschen entfernen. Es werden nun die einzelnen Kriterien, die für das Vorhandensein von Bewußtsein bei den Lebewesen ins Feld geführt worden sind, kritisch geprüft: die Zweckmäßigkeit der Reaktionen auf Reize, die Komplexität der Differenzierung, das Erinnerungsvermögen im weitesten Sinne (Erinnerungen = »Residuen von Veränderungen«, die der Organismus erfahren hat), die chemische Natur der den psychischen »parallel« laufenden materiellen Vorgänge, die morphologische Grundlage der

seelischen Prozesse. Als einzigen Anhaltspunkt, der zu einigermaßen sicheren Analogieschlüssen zu führen geeignet ist, bezeichnet Verf. das letzte Kriterium. Die Untersuchung läuft also auf die Fragen hinaus: was wissen wir von der Lokalisation der Bewußtseinsvorgänge beim Menschen? Finden sich bei anderen Organismen ähnliche morphologische Gebilde wie diejenigen, die beim Menschen die »Grundlage« der psychischen Tätigkeit abgeben? Wenn ja, wieweit sind wir berechtigt, mit unseren Analogieschlüssen zu gehen? Sieht man von allen Streitfragen ab, so läßt sich so viel sagen, daß Ganglienzellen der Großhirnrinde »Träger« psychischer Erscheinungen sind. Ganglienzellen sind nun auch in den infrakortikalen Gebieten des Zentralnervensystems vorhanden; somit ist der Analogieschluß gegeben, daß auch da psychische Vorgänge lokalisiert sind. Verf. neigt dieser Annahme zu, wenn er auch offen zugibt, daß sie sich nicht beweisen läßt. Derartige psychische Prozesse gehören jedenfalls nicht zu »meinem« Bewußtsein, weil ihnen in Ermangelung anatomischer Verbindungen der infrakortikalen Zentren mit der Großhirnrinde jede Vorstellungsanknüpfung fehlt. Damit entfällt auch die Möglichkeit ihres Nachweises. Verf. verwahrt sich entschieden dagegen, daß es sich bei diesen angenommenen psychischen Prozessen um unbewußte Vorgänge handelt. Er gibt jedoch zu, daß sie mit »meinem Bewußtsein« keinen Zusammenhang haben und stellt sie auf eine Stufe mit den sogenannten nicht-attendierten Empfindungen, die er auch für bewußt hält. Hierüber kann man wohl verschiedener Meinung sein.

Wenn nun beim Menschen dem Zentralnervensystem psychische Vorgänge zugeordnet sind, so werden wir solche, wenn auch in anderer Form, auch bei Tieren erwarten dürfen, die ein ähnliches Zentralnervensystem haben. Steigen wir hinab bis zu den Amphibien, so finden wir nahezu alle Übergänge von der höchst entwickelten Stufe zu der niederen und dürfen schließen, daß dieser morphologischen Stufenleiter auch eine auf psychischem Gebiet entspricht. Den Fischen fehlt die Großhirnrinde; Verf. lehnt es jedoch ab, anzunehmen, daß zwischen Amphibien und Fischen ein Einschnitt in der Weise bestände, daß letzteren jede psychische Tätigkeit abgehe. Werden also primitive seelische Tätigkeiten den Fischen zugestanden, so liegt kein Grund vor, diese Annahme mutatis mutandis auch auf die Wirbellosen auszudehnen. Bis zu den Coelenteraten hinab finden wir ja Ganglienzellen, die mit denen der höheren Tiere im Prinzip übereinstimmen. Den Protisten und Pflanzen fehlen die Ganglienzellen. Da es jedoch nicht ausgeschlossen ist, daß bei einzelligen Tieren gewisse Teile des Körpers analoge Funktionen haben wie die Ganglienzellen der Metazoen, so



läßt sich die Möglichkeit, daß auch bei ihnen einfache seelische Vorgänge vorkommen, nicht von der Hand weisen. Von den Protisten führen aber alle Übergänge zu den Pflanzen. Fragen wir uns, was wahrscheinlicher ist, das gänzliche Fehlen psychischer Tätigkeit bei den Pflanzen oder ihr Vorhandensein, wenn auch in ganz primitiver Form, so werden wir uns im letzteren Sinne zu entscheiden haben. Verkannt darf jedoch nicht werden, daß sich über die Natur der angenommenen seelischen Vorgänge der Pflanzen nichts positives aussagen läßt. Verf. warnt mit Recht vor der großen Unsicherheit aller Schlüsse, die z. B. aus den Reizreaktionen der Pflanzen auf psychische Prozesse gezogen worden sind (wie das von kritiklosen Biologen oft in weitgehendem Maße geschehen ist).

Die gleichen Argumente, die zur Annahme einer Pflanzenseele führen, lassen sich nun geltend machen, wenn es die Frage zu beantworten gilt, ob auch im Reiche des Anorganischen psychische Vorgänge anzunehmen sind. Verf. meint, daß auch hier mehr Gründe dafür als dagegen sprechen und gelangt so zu der hylopsychistischen Hypothese, die ihm auch vom erkenntnistheoretischen Standpunkt aus die wahrscheinlichste zu sein scheint.

Die Schrift tritt mit erfreulicher Klarheit und Entschiedenheit allen spekulativen Tendenzen entgegen, die sich in der Biologie namentlich in den letzten Jahren mehr als wünschenswert geltend gemacht haben, und trennt scharf zwischen dem, was erwiesen ist und dem, was ins Gebiet der Hypothese und Phantasie gehört.

H. Kniep.

## Meisenheimer, J., Geschlecht und Geschlechter im Tierreiche. I. Die natürlichen Beziehungen.

Jena. 1921. 8°, 896 S. 737 Abb. im Text.

Wenngleich das vorliegende Buch, abgesehen von drei einleitenden Kapiteln, ganz vorwiegend zoologische Tatsachen behandelt, so darf doch auch der Botaniker nicht achtlos daran vorübergehen. An das im Vordergrund des Interesses stehende Sexualitätsproblem knüpfen sich ja zahlreiche Fragen allgemeinsten biologischen Charakters, die durch enge Fühlungnahme der Botaniker und Zoologen sicherlich mehr und schneller gefördert werden, als wenn beide getrennte Wege gehen. Diese Fühlungnahme zu erleichtern, ist das vorliegende Werk in hervorragendem Maße geeignet. Ist es bei dem ausgedehnten Gebiet für den Botaniker schon schwer, sich auf dem eigenen Felde zu orientieren, so wurde infolge des Fehlens einer zusammenfassenden Darstellung über die Beziehungen der Geschlechter im Tierreich das Zurechtfinden in der umfangreichen und zerstreuten zoologischen Literatur fast zur Unmöglichkeit.

Verf. hilft diesem fühlbaren Mangel ab. Mit bewundernswertem Fleiß ist in diesem stattlichen Bande (allein das Literaturverzeichnis umfaßt  $4\frac{1}{2}$  Druckbogen) das gesamte Tatsachenmaterial dargestellt, das die sexuellen Beziehungen der Tiere betrifft. Es ist unmöglich, auch nur auszugsweise den reichen Inhalt wiederzugeben. Folgende Erscheinungen werden behandelt: Die Verteilung der Geschlechter (Hermaphroditismus und Gonochorismus); die Eigenart der Zwitter; die Begattungsformen und die unechten und echten Begattungsorgane sowie deren Beziehungen zueinander; die Haft- und Greifapparate im Dienste der geschlechtlichen Betätigung; die geschlechtlichen Reizorgane und die Wollustorgane; Annäherung der Geschlechter, Erwerbung und Gewinnung der Weibchen; die sexuellen Waffen; die Hilfsorgane der Eiablage; die Verwendung des elterlichen Körpers im Dienste der Brutpflege; Stufen sexueller Organisationshöhe; Übertragung spezifischer Geschlechtsmerkmale von Geschlecht zu Geschlecht; Herkunft und Ausbildung peripherer Geschlechtsmerkmale.

Die Darstellung ist flüssig, vielfach geradezu fesselnd. Verf. begnügt sich nicht damit, Bekanntes zu referieren, sondern ist stets bemüht gewesen, durch kritische Sichtung des vorliegenden Materials einen eignen Standpunkt zu gewinnen. So erhält das Buch einen einheitlichen Charakter und ein persönliches Gepräge. Mit Spannung darf man dem in Aussicht gestellten zweiten Bande des Werkes entgegensehen, in dem die experimentellen Ergebnisse über die Beziehungen der Geschlechtsbezirke mitgeteilt und allgemeine Fragen wie Geschlechtsbestimmung, Wesen der Sexualität behandelt werden sollen. H. Kniep.

### **Baur, E., Die wissenschaftlichen Grundlagen der Pflanzenzüchtung.**

Berlin. 1921. 115 S. 6 Taf.

Verf. geht bei Abfassung seines Buches von der durchaus zutreffenden Auffassung aus, daß es »grundsätzlich falsch ist, den studierenden Landwirten zuzumuten, daß sie ihre Kenntnisse in Botanik, Zoologie, Chemie, Physik usw. dadurch gewinnen, daß sie die allgemeinen großen Universitätsvorlesungen hierüber anhören oder aus den großen Lehrbüchern ihr Wissen schöpfen«. Auch die Vererbungslehre muß deshalb in ihren Grundlagen für den studierenden Landwirt in einem besonderen Abriß geboten werden und dieser Aufgabe unterzieht sich Verf. in dem vorliegenden Büchlein, welches zugleich für Gärtner und Forstleute bestimmt ist.

Das Büchlein gliedert sich in drei Hauptabschnitte. Im ersten Abschnitt: Das Variieren der Pflanzen, seine Ursachen und seine Ge-

setze, werden die Modifikationen, die Variationen infolge Bastardspaltung, nach Verf. die Kombinationen und die Mutationen abgehandelt. Der erste Abschnitt erbringt also die Grundlagen der experimentellen Vererbungslehre.

Der zweite Abschnitt führt den Titel Fortpflanzungsbiologie und handelt über: Ungeschlechtliche Fortpflanzung, geschlechtliche Fortpflanzung, Parthenogenesis usw., Inzucht und natürliche Zuchtwahl bei unseren Kulturpflanzen. Ob es richtig ist, bei dem heutigen Stande unserer Kenntnis der Vererbungsvorgänge die chromosomalen Vorgänge ganz beiseite zu lassen, möchte Ref. bezweifeln. Im übrigen erscheint ihm dieser Abschnitt recht glücklich.

Der dritte Abschnitt beschäftigt sich mit allgemeiner Züchtungslehre und ist bestrebt, an der Hand einzelner Beispiele (Kartoffel, Pflaume, Weinrebe, Gerste, Kohlrübe usw.) die im vorhergehenden kennen gelernten theoretischen Grundlagen in die Praxis überzuführen. Auch im allgemeinen Teile war Verf. durch glückliche Auswahl der Beispiele schon immer bestrebt, die ganze Materie dem Kreis, an den sich das Büchlein wendet, nahe zu bringen. Wäre es aber nicht vielleicht gerade unter diesem Gesichtspunkte zweckmäßiger gewesen, unter Pfropfbastarden auf das klassische Solanumbeispiel zurückzugehen, als auf das viel weniger bekannte von Populus und das Solanum-Beispiel gar nicht zu erwähnen?

Im allgemeinen ist nicht zu verkennen, daß das Büchlein eine merkbare Lücke der Literatur ausfüllen dürfte. E. Lehmann.

### **Akerman, A., Untersuchungen über Bastarde zwischen *Epilobium hirsutum* und *Epilobium montanum*.**

Hereditas. 1921. 2, 99—112.

Verf. berichtet über Kreuzungen zwischen *Epilobium hirsutum* und *E. montanum*. Die Kreuzungen wurden in beiden Richtungen ausgeführt und erbrachten dabei das gleiche Resultat. Die reziproken Bastarde erwiesen sich also nicht als verschieden, im Gegensatz zu einigen Bastarden zwischen verschiedenen *Epilobium*-arten, welche vom Ref. erzogen wurden.

Die Bastardindividuen stellen im Vergleich zu den Eltern — bei gewöhnlicher Kultur im freien Land — sehr auffallende Zwerge dar, deren Sprosse  $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{4}$  so hoch sind, als diejenigen des *E. montanum*. Die Blätter waren besonders charakteristisch, sie saßen dicht, waren kurz und stark buckelig, unbedeutend gestielt, reich an Anthokyan und deshalb ziemlich stark rot gefärbt. Die Sprosse, die die Blüten trugen, waren in der Regel etwas höher als die anderen und hatten längere, nicht ganz so stark buckelige Blätter.



Von besonderem Interesse ist nun, daß diese Bastardindividuen, wenn sie im Schatten und bei starker Bewässerung erzogen werden, ihren zwergigen Habitus durchaus verlieren und zu Pflanzen heranwachsen von der Größe des montanum und mit größeren Blüten als diese Art. Den Bastarden kommt also eine sehr weitgehende Modifizierbarkeit zu.

Verf. hat sodann daran gedacht, daß die abnorme Zwergform, vielleicht wie die *Oenothera nanella*, durch die Tätigkeit von Bakterien veranlaßt werden könnte und wie diese durch geeignete Ernährung, der



*E. palustre* ♀ × *roseum* ♂.

*Epilobium*zwerg durch starke Bewässerung von der Wirkung der Bakterien befreit werden könnte. Mikroskopische Untersuchungen haben aber keine Anhaltspunkte in dieser Richtung ergeben.

Ref. möchte bei dieser Gelegenheit darauf hinweisen, daß die Kreuzung *E. palustre* ♀ × *roseum* ♂ ganz entsprechende Zwergformen mit gebuckelten und gedrehten Blättern ergibt. Ich habe solche Pflanzen in mehreren Kreuzungen in nahezu 100 Exemplaren stets gleichartig erzogen (s. Abb.). Der reziproke Bastard wurde noch nicht hergestellt, ebensowenig wie speziell gerichtete Unter-

wässerung und Erziehung im Schatten ausgeführt wurden; es ist indessen sehr wohl möglich, daß sich diese Bastarde auch darin dem Verhalten der *hirsutum*-*montanum*-Bastarde anschließen. Auch mich erinnerten meine Bastarde stark an *Oenothera nanella* und ich untersuchte sie deshalb im vorigen Sommer auf Bakterien, ebenso aber, wie Verf., mit negativem Resultat.

Des Verf.s Bastarde erwiesen sich pollensteril, dagegen funktionierte der weibliche Sexualapparat. Es ließen sich also Rückkreuzungen mit den Eltern herstellen, welche reichlich Samen lieferten, aus denen zahlreiche Keimpflanzen hervorgingen, von denen ein Teil früh abstarb,

während die übrigen in mancher Hinsicht untereinander sehr unähnlich waren. Verf. schließt daraus auf starke Spaltung und weitgehend freie Umkombinierbarkeit der Gene.

Dem Ref. hatte seine  $F_2$  der Kreuzung *palustre*  $\times$  *parviflorum* schon ganz entsprechende Ergebnisse geliefert. Die seither erzeugten umfangreichen  $F_2$ -Generationen von *montanum*  $\times$  *parviflorum* (*saave*) und *roseum*  $\times$  *parviflorum* (*curvatum*) wie die Rückkreuzungen dieser Bastarde mit den Eltern haben eine ungeheuer reiche Aufspaltung nach den verschiedensten Richtungen ergeben, dabei ein Absterben der Keimpflanzen auf den verschiedensten Entwicklungsstadien. Resultate, über die a. a. O. bald eingehend berichtet werden soll.

Lehmann.

### Rasmuson, Hans, Beiträge zu einer genetischen Analyse zweier *Godetia*-Arten und ihrer Bastarde.

Hereditas. 1921. 2, 143—289.

Nachdem die so besonders interessanten Vererbungsverhältnisse der Gattung *Oenothera* immer mehr ihre Aufklärung gefunden haben, lag es nahe, die verwandten Gattungen zu untersuchen und festzustellen, ob gewisse Gemeinsamkeiten der Vererbung vorhanden sind.

So hat Verf. der vorliegenden Abhandlung schon in einer kurzen Mitteilung über die wichtigsten Ergebnisse seiner Vererbungsstudien an *Clarkia*, daneben an *Tropaeolum* und *Impatiens*, berichtet und bringt nun eine umfangreiche Untersuchung der Vererbungsverhältnisse in der Gattung *Godetia*.

Es war zunächst geboten, bei diesen Versuchen die Methodik den neueren bei den *Oenothera*-Untersuchungen gewonnenen Ergebnissen anzupassen. Bei der großen Bedeutung der Keimungsverhältnisse der Samen für das Endresultat der Vererbungsversuche in der Gattung *Oenothera* mußten die Keimungsverhältnisse auch bei *Godetia* studiert werden. Es stellte sich das Ergebnis heraus, daß die *Godetia*-Samen viel unvollständiger in Erde als auf feuchtem Filtrierpapier auskeimten. eine Erfahrung, die man ja auch sonst verschiedentlich gemacht hat (vgl. Winklers Untersuchungen an *Solanum*). Verf. säte infolgedessen seine Versuchssamen besonders in den letzten Versuchsjahren zunächst auf feuchtem Filtrierpapier aus, wenngleich er aus Zeitmangel nicht in allen Fällen so vorgehen konnte. Es sei aber gleich hier betont, daß bestimmte Komplikationen der Vererbungsverhältnisse durch differente Keimung nicht festgestellt werden konnten. Als Versuchspflanzen dienten Verf. die beiden Arten *G. Whitneyi* und *amoena*. In einem ersten Teile seiner Arbeit berichtet er über Varietätenkreuzungen innerhalb

der beiden Arten; im zweiten Teile wird von Kreuzungen zwischen den beiden Arten gehandelt.

Bei den Varietätenkreuzungen mit *Whitneyi* werden die folgenden Merkmale studiert: Blütenfarbe, sowohl nach Art der Tönung als nach der Farbverteilung (Form der Farbflecke usw.); Blütengröße, gefüllte Blüten, Blattfarbe, Blattform, Wuchs; an *amoena* werden die Blütenfarbe und gefüllte Blüten untersucht.

Was die allgemeinen Resultate dieser Untersuchungen angeht, so hat sich gezeigt, daß nirgends Besonderheiten, wie bei den *Oenotheren*, feststellbar waren; stets ließen sich die nach Kreuzung spaltenden Merkmale ohne große Umwege mit den auch für andere Pflanzen geläufigen Spaltungsverhältnissen in Verbindung bringen; in zahlreichen Fällen ließ sich einfach mendelistisches Verhalten feststellen, teils einfach monohybrid, dihybrid usw., teils phänotypisch kompliziert durch Zusammenwirken verschiedener Gene und Zustandekommen von Zahlenverhältnissen, wie 9:3:4 usw. In anderen Fällen war auf Koppelung zu schließen. Besonders mannigfaltig sind nach dieser Richtung begreiflicherweise die Ergebnisse der Artkreuzungen, die Verf. vorzüglich an *Whitneyi* angestellt hat. Nicht ohne Schwierigkeiten waren die Untersuchungen der Blattform. Verf. kommt zu dem Ergebnis, daß die verschiedenen Formtypen durch freie Kombination von Genen für Länge und Breite zustandekommen. Recht interessant ist, daß die Blütengröße mit der Blütenfarbe in bestimmter Beziehung steht; Verf. hat gefunden, daß die gelben Blüten von *Whitneyi* kleiner sind, als die Nichtgelben. Die Füllungsuntersuchungen werden besonders mit *amoena* ausgeführt, bei welcher häufiger gefüllte Formen gefunden wurden, als bei *Whitneyi*. Verf. berichtet hier über zwei genotypisch bedingte Hauptformen von gefüllten Pflanzen, die stark gefüllten und die schwach gefüllten. Dazu wird die Füllungsstärke durch die Gene für Blütenzeichnung beeinflußt.

Der zweite Teil, der sich mit Kreuzungen zwischen den beiden Arten beschäftigt, wurde, wie das ja das gewöhnliche ist, durch starke Sterilität der Bastarde sehr erschwert; über die erste Generation wird sonst nichts bemerkenswertes berichtet,  $F_2$ -Generationen konnten wegen der Sterilität nur in untergeordnetem Maße erzogen werden. »Trotz der kleinen Zahlen traten aber in bezug auf alle untersuchten Eigenschaften, Blütenfarbe, gefüllte Blüten, Höhe der Pflanzen, Internodienlänge des Blütenstandes und wahrscheinlich auch in bezug auf Blattfarbe und Blattform genotypische Spaltung auf.« In bezug auf Blütenfarbe, gefüllte Blüten und Höhe der Pflanze entsprachen die gefundenen Zahlen den gewöhnlichen Mendelschen, »in allen genau untersuchten



Fällen fielen die Spaltungen in  $F_2$  der Artbastarde gerade so aus, wie man nach den Resultaten der Varietätenkreuzungen erwarten würde. Verf. zieht also den Schluß, daß »wenigstens sehr viele und höchstwahrscheinlich alle Gene sich bei Artkreuzungen genau in derselben Weise wie bei Varietätenkreuzungen verhalten, und daß also eine Veränderung der Gene durch die Artkreuzung nicht zustande kommt«.

E. Lehmann.

## Winterstein, Handbuch der vergleichenden Physiologie.

Lief. 45—47. 1914. Lief. 48—51. Jena. 1921.

Der Artikel Mechanik und Innervation der Atmung von Babák wird fortgesetzt und abgeschlossen, damit liegt Bd. I, Hälfte 2 vollendet vor. Die Exkretion wird von verschiedenen Autoren durch die einzelnen Tierklassen hindurch verfolgt und hat bereits mit der Behandlung der Wirbeltiere durch Noll begonnen. Bottazzis Abhandlung über »Blut und Lymphe« hat begonnen.

Es ist mit besonderer Freude zu begrüßen, daß das unvergleichliche Unternehmen nach vorübergehendem Stillstand, der durch den Krieg bedingt war, nun rüstig fortschreitet, so daß mit seiner baldigen Fertigstellung gerechnet werden kann. Mit Ausnahme von Bd. I 1 und II 2 sind alle Bände abgeschlossen.

Jost.

## Harris, J. Arthur, On osmotic concentrations of the tissue fluids of phanerogamic epiphytes.

Amer. Journ. of Bot. 1918. 5, 490—506.

Der Verf. hat teils im Tropenlaboratorium von Cinchona auf Jamaica, teils im Subtropenlaboratorium von Miami in Südfiorida eine große Reihe von Bestimmungen der »osmotischen Konzentration« der Gewebs-säfte zahlreicher Pflanzen nach einer früher beschriebenen, dem Ref. nicht bekannten Methode angestellt, indem er die Gefrierpunkts-erniedrigung bestimmte und daraus unter Berücksichtigung der Unterkühlung den osmotischen Wert in Atmosphären berechnete. Hierbei wurden ganz besonders die typischen Epiphyten der verschiedenen Familien berücksichtigt, und mit erdbewohnenden, holzigen (so der Wirte) oder krautigen Pflanzen (besonders aus denselben Familien) verglichen. Das Ergebnis der in gedrängter Kürze mitgeteilten Versuche sei folgendermaßen wiedergegeben: Die erhaltenen Werte waren, abgesehen von Dendropogon (Tillandsia) usneoides, überraschend niedrig. In allen vier untersuchten Familien (Bromeliaceae, Orchidaceae, Piperaceae und Gesneriaceae) lagen die Werte für die Repräsentanten des Regenwaldes von Jamaica noch um 0,24—1,74 Atm. niedriger als für

die von Florida. Verglichen mit den Säften der entsprechenden Erdbewohner zeigten die der Epiphyten nur 37,3—62,7 % des osmotischen Wertes jener. Legt man die osmotische Konzentration des Gewebssaftes der holzigen Wirtspflanzen zugrunde, so erhält man für den ihrer Epiphyten nur 28—45 % der ersteren. Der Verf., der sich sonst allgemeinerer Betrachtungen ganz enthält, meint, daß letztere Tatsache vielleicht ein Licht auf gewisse Theorien werfe, welche den Parasitismus aus dem epiphytischen Wuchs ableiten wollten, und erinnert daran, daß nach seinen und Lawrences Untersuchungen (*Amer. Journ. of Bot.*, 1916, 3, 438 bzw. *Mem. Torrey Club*, 17, 307) z. B. die Loranthaceen, also Parasiten, allgemein »höher konzentrierte« Säfte als ihre Wirte aufweisen. Ruhland.

**Lutman, B. F.**, Osmotic pressures in the potato plant at various stages of growth.

*Amer. Journ. of Bot.* 1919. 6, 181—202.

Die Arbeit des Verf.s bringt sehr eingehende, mit der kryoskopischen Methode gewonnene Angaben über die osmotischen Werte der Gewebssäfte der verschiedenen Teile der Kartoffelpflanze und Veränderungen dieser Werte während der Vegetationszeit. Aus diesen Daten sei kurz mitgeteilt, daß für Saatknohlen 7—10,3 Atm. angegeben werden. Die aus solchen Knollen aussprossenden Triebe haben einen etwas höheren Wert. Der Druck in den Knollen oder Saatstücken geht dann »durch Absorption von Wasser« im Spätsommer und Herbst auf 6,82—6,41 Atm. herab. In der jungen Pflanze ist der osmotische Wert im Stengel größer als in der Knolle, und in den Blättern größer als im Stengel. Nach Eintritt der Blüte und des Ansatzes neuer Knollen kehrt sich das genannte Verhältnis zwischen Blättern und Stengel um. Nach Eintritt von kaltem, regnerischem Wetter und Aufhören des Blattwachstums wird der osmotische Wert des Blattsaftes größer als der des Stengels. In alten Pflanzen ist er höher als in jungen. Er wird zuletzt ganz klein, wenn das Laub der Pflanze abfällt oder gelbgrün wird.

Auf Grund dieser Tatsachen versucht der Verf. eine Erklärung der Wasserbewegung usw. in der Pflanze zu geben; so soll ein höherer Druck für die Bildung neuer Sprosse nötig sein. Für die Erhaltung eines Organs soll dies aber nicht erforderlich sein, da z. B. im Juli und August die Blätter geringere Werte zeigen als die Stengel. Es wird deshalb »ein direkter Verband« der transpirierenden Organe mit den Wurzeln, in denen der Wert immer am geringsten ist, angenommen, und zwischen Stengelgewebe und Leitungsbahnen soll eine vergleichsweise geringere Kommunikationsfähigkeit bestehen.

Wie diese kurze Übersicht zeigt, ist Verf. also auf Grund seiner kryoskopischen Methode zu prinzipiell denselben Resultaten gelangt wie Ursprung und Blum, welche die Saugkraft der verschiedenen Partien von *Hedera helix*, *Fagus* usw. durch Messung von Zellvolumenänderungen in Schnitten mit verschiedenen konzentrierten Außenlösungen bestimmten. Dem Ref. scheint freilich die letztere Methode weitaus den Vorzug zu verdienen, weil sie Unterschiede zwischen den verschiedenen Nachbargeweben zu finden erlaubt, was bei der kryoskopischen Methode natürlich unmöglich ist.

Ruhland.

### Höfler, Karl, Ein Schema für die osmotische Leistung der Pflanzenzelle.

Ber. d. d. bot. Ges. 1920. 38, 288—298.

Der Verf. stellt zunächst die besonders von Lepeschkin, Ursprung und Blum klargelegten, für den osmotischen Zellzustand wichtigsten Begriffe »osmotischer Wert, Turgordehnung, Turgordruck und Saugkraft« heraus und erläutert ihre gegenseitige Beziehung sehr glücklich an einem Kurvendiagramm, wobei auch einige das Schema komplizierende Fälle, so reichlicher Plasmagehalt, plasmolysierter Zustand, Zellen im Gewebsverband usw. diskutiert werden. In Anlehnung an die bekannten Studien Fittings über Wüstenpflanzen, nach denen diese normalerweise bei niedriger Turgeszenz eine um so höhere Saugkraft entfalten, und die Untersuchungen Ursprungs und Blums über die Wasserbewegung im Pflanzenkörper entwirft der Verf. ein weiteres Diagramm, welches die sehr plausible Vorstellung veranschaulicht, daß die nicht sukkulenten Xerophyten niedrigen Turgeszenzgrad und entsprechend hohe Saugkräfte, die Hygrophyten (mit dem Extrem der Hydatophyten) den umgekehrten Zustand aufweisen und die Mesophyten zwischen beiden stehen dürften. Wenn dementsprechend der Turgeszenzgrad der Xerophyten ein dauernd niedriger ist, also für die Festigung der Pflanze entfällt, so würde der Hinweis Haberlandts auf die reiche Ausbildung der spezifisch mechanischen Zellen dieser Gewächse besondere Bedeutung gewinnen.

Ruhland.

### Höfler, K., und Stiegler, A., Ein auffälliger Permeabilitätsversuch in Harnstofflösung.

Ber. d. d. bot. Ges. 1921. 39, 157—164.

Mit der plasmometrischen Methode Höflers haben die Verff. die Permeabilität verschiedener pflanzlicher Zellen für Harnstoff gemessen, und in der Stengelepidermis von *Gentiana Sturmi* ein Beispiel für



ganz besondere Durchlässigkeit gefunden. Auf die Zeiteinheit bezogen, betrug die Aufnahme von *Gentiana* das 200fache der von *Tradescantia discolor*, das 120fache der von *T. elongata*, das 30fache der von *Allium cepa*; auf die Einheit des Konzentrationsgefälles bezogen, betrugen die entsprechenden Werte das 45-, 60- bzw. 30fache. (Dabei wurden eigenartige Einflüsse der Schnittdicke beobachtet, auf die Fitting schon hingewiesen hatte.) Setzt man das Verhältnis der Permeabilität eines Objektes für zwei verschiedene gelöste Substanzen dann gleich 1, wenn aus isotonischen Lösungen in der Zeiteinheit isotonische Lösungsmengen in die Protoplasten eindringen (wenn also bei plasmometrischen Versuchen die Plasmolysengrade sich in gleichen Zeiten um gleiche Beträge ändern), so verhält sich in der *Gentiana*-epidermis die Harnstoff- zur Kalisalpeterpermeabilität wie 170 zu 1. Sehr bemerkenswert ist nun die überaus große Verschiedenheit dieses Verhältnisses bei anderen. Objekten. Bei *T. discolor* ergibt es sich unter gewissen Bedingungen als 1:1, ja bei *T. elongata* fanden die Verff. öfter eine  $\text{KNO}_3$ -Permeabilität, welche die für Harnstoff um das 5fache übertraf! Ebenso interessant ist auch die von den Verff.n mitgeteilte Tatsache, daß sich auch die Zellen der verschiedenen Gewebe derselben Pflanze sehr verschieden verhalten können. So wird von ihnen die Harnstoffpermeabilität der subepidermalen Zellage als 11mal geringer angegeben, als die der unmittelbar angrenzenden Epidermis. So deuten, wie Ref. betonen möchte, auch diese wertvollen Studien wieder darauf hin, daß die Bestrebungen, die Permeabilitätsverhältnisse für molekular-disperse Stoffe auf eine einfache physikalische Formel zu bringen, angesichts der Bedeutung des physiologischen Zustandes, der Individualität der Arten, ja der Gewebe derselben Art, vergeblich sein werden.

Ruhland.

### **Collander, Runar, Über die Permeabilität pflanzlicher Protoplasten für Sulfosäure-Farbstoffe.**

Jahrb. f. wiss. Bot. 1921. 60, 354—410.

Verf. hat sich der Aufgabe unterzogen, die bisher mehr summarisch studierte Aufnehmbarkeit der Säurefarbstoffe durch pflanzliche Protoplasten genauer zu untersuchen. Nur auf einiges Wesentliche kann hier eingegangen werden. Verf. übertrug seine Schnitte zunächst in ziemlich konzentrierte Farblösungen. Die Aufnehmbarkeit wird dann durch eingetretene Vitalfärbung bewiesen. Eine solche tritt häufig bereits nach wenigen Minuten ein, aber, wie schon anderen Beobachtern aufgefallen, nicht in allen Zellen. Während sonst meist angenommen wurde, daß die schwach oder gar nicht gefärbten Zellen ebenso leicht

permeabel seien, aber nur infolge ihrer Lage oder inneren Verhältnisse geringe oder keine Speicherungsbedingungen böten, hält Verf. die rasch vital gefärbten für «krankhaft verändert», da sie sich als nicht deplasmolysierbar erwiesen und einen abnorm niedrigen und wechselnden »Turgor« (soll wohl heißen: osmotischen Wert) hatten, bzw. im plasmolysierten Zustand eigenartige, unregelmäßige Formen zeigten. Ref. vermißt hier den Nachweis, daß solche Zellen schon vor dem Farbversuch geschädigt waren. Im anderen Falle wäre immer noch die ältere Erklärung denkbar, und die Schädigung der speichernden Zellen könnte z. B. eine »Innenwirkung« des enorm konzentrierten Farbstoffes sein, wie sie bei den (allerdings viel giftigeren) basischen Farbstoffen allgemein ist. Der Verf. hat nun, wenigstens ganz roh, die Menge des von den übrigen, anscheinend ungefärbten Zellen aufgenommenen Farbstoffes nach einer (wie Ref. erwähnen darf, schon von Pfeffer benutzten) einfachen Methode geschätzt. Wenn die Objekte in starker Farblösung heller aussehen, überträgt er sie in immer schwächere Lösungen, bis sie mit diesen gleichgefärbt erscheinen. Daraus wird auf eine etwa gleich konzentrierte Innenlösung geschlossen. Auf Grund derartiger Versuche gibt Verf. an, daß zwar manche gesunde Zellen ziemlich reichlich Säurefarbstoffe, wenn auch bei weitem nicht so geschwind wie basische aufnehmen, daß aber die meisten Pflanzenzellen in konzentrierten Lösungen der ersteren nur so wenig Farbstoff aufnehmen, daß die Innenkonzentration auch nach Tagen noch 8 bis 160mal geringer ist als die der Außenlösung. Ob daraus ein so enormer Unterschied gegenüber den basischen Farbstoffen folgt, wie der Verf. annimmt, bliebe noch zu beweisen. Auch bei geringer Permeierfähigkeit kann, wie schon Pfeffer betonte, rasche Speicherung vorausgesetzt, in reichlicher Menge in kurzer Zeit aufgenommen werden. Leider wird es vorläufig schwierig sein, über diesen grundsätzlich wichtigen Punkt Klarheit zu gewinnen wegen der Giftigkeit der basischen Verbindungen und der besonderen Modalität der Speicherungen, welche keine Vergleichung erlaubt. Mag auch tatsächlich die Aufnehmbarkeit der sauren Farbstoffe überschätzt worden sein, so kann Ref. dem Verf. keineswegs zugeben, daß damit von seiner Ultrafiltertheorie eventuell nur übrig bleiben soll, daß kolloidale Stoffe, deren Teilchengröße ein gewisses kritisches Maß überschreitet, nicht aufnehmbar seien. Dazu hätte namentlich bewiesen werden müssen, daß die graduellen Unterschiede der Teilchengröße bei den permeierenden Farbstoffen ohne Einfluß auf ihre Aufnehmbarkeit sind.

Mit Recht, wie Ref. aus eignen Versuchen bestätigen kann, gelangt Verf. zu einer Ablehnung der Bethe-Rohdeschen Theorie, nach

welcher saure Reaktion der Zellsäfte die Färbung mit sauren Farbstoffen bedingen, die durch basische aber erschweren soll. Ebenso wenig kann Verf. sich mit der Nirensteinschen Modifikation der Lipoidtheorie einverstanden erklären, nach welcher in Ölsäure-Diamylamin lösliche Farbstoffe unabhängig von ihrem Dispersionsgrad vital färben sollten. Auch die I. Traubesche Haftdrucktheorie läßt bei den Farbstoffen im Stich. Am günstigsten kommt die Overtonsche Theorie weg, in deren Diskussion allerdings wesentliche Einwände unberücksichtigt bleiben.

Schließlich sei noch auf die Methode der Konzentrationsabnahme der Außenlösung, die der Verf. ebenfalls anwendet, und auf die sorgfältige Berücksichtigung der Entfärbbarkeit der Farbstoffe durch Reduktion hingewiesen.

Ruhland.

**Wientjes, K.,** Accélération de la germination sous l'influence des acides.

Rec. trav. bot. Néerlandais. 1920. 17, 33—68.

**Bos, E. C. van den,** Action stimulante des sels azotés sur la germination de l'Amarantus caudatus.

Ebenda. 17, 69—128.

Die beiden hier zu besprechenden Arbeiten beschäftigen sich mit der Wirkung des Substrates auf die Keimung lichtempfindlicher Samen. Die erste Arbeit ist der Frage nach der Säurewirkung, die zweite der Frage nach der Wirkung Knopscher Lösung und Nitraten gewidmet. Wir wenden uns zunächst zur Besprechung der ersten Arbeit.

Über die fördernde Wirkung schwacher Säuren auf die Keimung von Samen überhaupt war in neuerer Zeit zuerst von Fischer, nachher von Crocker und Promsy, über die Säurewirkung auf lichtempfindliche Samen war zuerst vom Ref., seinem Schüler Ottenwälder, Baar und Kuhn berichtet worden. Verf. knüpft an die Ergebnisse seiner Vorgänger an und versucht dieselben an einem oder mehreren Versuchssamen dieser kritisch nachzuprüfen.

Besonders eingehend werden zunächst die Versuche von Kuhn an *Phacelia tanacetifolia* nachuntersucht. Kuhn hatte gefunden, daß Salzsäure, Schwefelsäure und Salpetersäure in Konzentrationen von 0,1 und 0,05 % die Keimung der Samen von *Phacelia tanacetifolia*, welche im Licht auf mit destilliertem Wasser getränkten Filterpapier nicht oder nur schwach zu keimen pflegen, anregen sollen. Verf. findet nun wohl bei Benutzung derselben verdünnten Säuren, wie von Weinsäure und Oxalsäure, den Austritt von Würzelchen bei diesen Samen, kommt aber zu dem gleichen Ergebnis bei Behand-



lung der Samen mit kochendem Wasser, starken Säuren, Sublimat, Chloroformdämpfen usw. Er schließt daraus das folgende: »Les expériences qui précèdent démontrent à suffisance que l'apparition des racines au dehors, qui se produit sous l'action des solutions acides à concentration élevée, n'est pas un phénomène vital; cette sortie des racines est une conséquence d'un gonflement des tissus provoqué par telle concentration déterminée d'un acide, gonflement qui refoule les racines hors de la graine.«

Aber auch Säuren niederer Konzentration, 0,01—0,005 mol wurden untersucht. Bei diesen ist keine Einwirkung zu beobachten, so daß Verf. schließt, daß die Feststellung der Säurewirkung auf die Keimung der Dunkelsamen von *Phacelia tanacetifolia* durch Kuhn hinfällig ist.

Zu einem anderen Ergebnis kommt er für die Samen von *Solanum Lycopersicum*, für welche von Promsy und Kuhn eine keimfördernde Wirkung von Säuren festgestellt worden war. Hier kann Verf. die Säurewirkung bestätigen. Er denkt sich dieselbe in einer Beeinflussung von Endosperm oder Samenschale. Desgleichen kann er die von Alfred Fischer und Crocker beobachtete Säurewirkung auf die Keimung der Samen von *Alisma Plantage* bestätigen. Aus seinen Versuchen schließt Verf.: »que chez l'*Alisma Plantage* comme chez le *Phacelia* c'est à la suite d'un effet mécanique que les racines sont refoulées hors de l'enveloppe de la graine.«

Schließlich stellt Verf. Versuche mit den Versuchssamen des Ref. und Ottenwälders an. Er kommt im Gegensatz zu deren Ergebnissen zu folgendem Schlusse: »Chez l'*Epilobium hirsutum* et la *Lythrum Salicaria* je n'ai pu constater aucune action accélératrice des acides sur la germination.«

Während nun Ref. mangels eigener Erfahrungen nicht in der Lage ist, die Versuchsergebnisse des Verf.s mit den vorher genannten Samen einer kritischen Betrachtung zu unterziehen, so ist das für die beiden letztgenannten Samen ganz anders und Ref. bedauert aussprechen zu müssen, daß etwas mehr Sorgfalt im Experiment und in der Berücksichtigung der Literatur die Fehlschlüsse des Verf.s und die daraus sich ergebenden durchaus überflüssigen Komplikationen hätte vermeiden lassen.

Schon Kinzel fand weitgehende Lichtempfindlichkeit der *Lythrum*-Samen; wenn nun auch Ref. und Ottenwälder dasselbe feststellten, so hätte es doch Verf. auffallen sollen, wenn er in seinen Versuchen im Dunkeln auf destilliertem Wasser Keimungen bis zu 91 und 92% erhielt und es war nicht angängig, bei solchem Mißverhältnis seiner Versuche zu denen Kinzels, des Ref. und Ottenwälders deren Versuchsergebnisse über den Säureeinfluß widerlegen zu wollen. Unter-

dessen hat sich ja durch die Versuche des Ref. herausgestellt, daß schon Bruchteile einer Sekunde genügen, die im Dunkeln fast gänzlich keim-unfähigen Lythrumsamen zur Keimung zu bringen, ein Ergebnis, welches in letzter Zeit in quantitativer Weise noch weiter ausgearbeitet wurde (vgl. die vorläufige Mitteilung des Ref. in den Berichten der württem-berg. Gesellschaft der Wissenschaften vom Jahre 1920). Die fast voll-kommene Keimunfähigkeit der Lythrumsamen im Dunkeln und die Auslösung der Keimung durch kurze Beleuchtung wird zudem regel-mäßig in unserem Laboratorium an Schulversuchen nachgeprüft, wodurch die Tatsache ihre häufige Bestätigung gefunden hat. Wenn aber Ref. bei seinen Versuchen schon im Dunkeln auf destilliertem Wasser bis zu 92% Keimungen bekommt, so ist es nicht ver-wunderlich, daß die immerhin schwache Säurewirkung nicht deutlich in die Erscheinung tritt.

Nun hat aber Ref. auch, wie er weiterhin mitteilt, während des Krieges kein garantiert reines, säurefreies Filtrierpapier von Schleicher und Schüll verwenden können, die Säurefreiheit seines Filtrierpapieres aber sucht er in folgender Weise zu kontrollieren: »Je m'assurais tout d'abord, par une opération assez simple, que le papier ne donnait pas de réaction acide; j'en faisais bouillir, pendant quelque temps, dans de l'eau distillée, préalablement bouillie, des morceaux, que j'essayais ensuite au moyen du papier de tournesol.« Ob auf diese Weise eine Garantie der Säurefreiheit in geeigneter Weise gegeben ist, möchte mir recht fraglich erscheinen; wie sehr aber das gewöhnliche Filtrierpapier alle Untersuchungen in der hier in Frage kommenden Richtung stört, das habe ich häufig selbst erfahren und betont.

Wenn Verf. nun trotz seiner völlig ungenügenden Methodik bei einem bei 27 Grad ausgeführten Versuch noch die folgenden Zahlen erhält:

		Keimung auf			
HCl 0,005		0,001		Eau dist.	
32	35	—	—	17	10
54	57	39	55	44	37
63	66	42	63	52	45
63	66	54	70	57	45

so beweisen seine Versuche unsere Ergebnisse mehr, als daß sie sie widerlegen. Daß aber Verf. bei diesem bei 27 Grad ausgeführten Ver-suche schwache keimfördernde Wirkung durch Säuren findet, die er bei 30 Grad nicht feststellen kann, ist dadurch leicht verständlich, daß die Lichtempfindlichkeit der zugleich außerordentlich temperaturemp-findlichen Lythrumsamen bei 27 Grad schon erheblich vermindert ist

und momentane Belichtungen weniger störend auf die Feststellung des Säureeinflusses wirken.

Aber auch bei *E. hirsutum* soll durch Säure im Dunkeln keine Keimförderung erzielt werden können. Bei näherer Betrachtung stellt sich indessen heraus, daß Verf. seine Versuche bei »température ordinaire« im August angestellt hat, wo doch Temperaturschwankungen erheblicher Art, sehr hohe Tagestemperaturen und viel niedrigere nächtliche Temperaturen die Regel sind. Daß unter solch rohen Versuchsbedingungen kein Ergebnis erzielt werden konnte, liegt auf der Hand. Verf. hätte es zudem aus den Versuchen des Ref. mit *E. roseum* (Ber. 1911, S. 583) schließen können, wo ausdrücklich auf die fördernde Wirkung des Temperaturwechsels auf die Keimung der Samen von *Epilobium* im Dunkeln hingewiesen wurde, ein Ergebnis, welches unterdessen durch Gaßner seine Bestätigung fand. Wenn natürlich der Temperaturwechsel die Samen schon im Dunkeln zur Keimung bringt, wird auch hier die schwache Säurewirkung verschwinden.

Die Versuche des Verf.s sind deshalb nicht dazu angetan, die Ergebnisse des Ref. und Ottenwälders zu entkräften.

Hatte nun aber der Verf. der ersten Arbeit die Versuche über die Säurewirkung auf die Keimung lichtempfindlicher Samen nachzuprüfen sich bemüht, so geht Verf. der zweiten Arbeit bei seinen Versuchen über die Einwirkung Knopscher Nährlösung und verschiedener Stickstoffverbindungen auf die Keimung lichtempfindlicher Samen von der Überlegung aus, daß bei Beginn seiner Versuche nur eine Keimförderung durch diese Agentien bei durch Licht in der Keimung begünstigten Samen festgestellt worden war, die Frage aber, wie Stickstoffverbindungen auf lichtgehemmte Samen einwirken, noch ihrer Lösung harpte. Wenngleich diese Frage unterdessen schon durch eine Arbeit des Ref. in dieser Zeitschrift (1919, 11, 161) für *V. Tournefortii* im Prinzip entschieden wurde, so bringt Verf. für die von ihm zu seinen Versuchen benutzten Samen von *Amarantus caudatus* mancherlei interessante Einzelergebnisse, auf die wir noch kurz eingehen wollen.

Wie Baar festgestellt hatte, sind die Samen von *Amarantus caudatus* bei 20 Grad lichtgehemmt, während sie ja bei Temperaturen um 35 Grad lichtgefördert werden. Es wird dies nun zunächst bei Sonnenlicht und unter Verwendung einer 25kerzigen Popelampe vom Verf. bestätigt und weiterhin festgestellt, daß die Samen im lichtgehemmten Zustande, wie die von *Veronica Tournefortii* durch Knopsche Nährlösung und Kaliumnitrat trotz Belichtung zur Keimung veranlaßt werden. Bemerkenswerterweise findet Verf. auch einen hemmenden Lichteinfluß auf die trockenen, sogar auf die im Exsikkator vorgetrockneten Samen,



so daß die sehr geringen, im trocknen Samen vorhandenen Wasser Spuren noch genügen müssen, um die durch das Licht veranlaßten chemischen Umsetzungen zu gestatten. Interessant sind auch die Versuche, welche zeigen, daß 3 Tage in nitrathaltigem Wasser eingetauchte Samen nach Auswaschen in reinem Wasser dann auf mit destilliertem Wasser getränkten Filtrierpapier zur Keimung ausgelegt, noch die Wirkung des Stickstoffsalzes erkennen lassen.

Von besonderem Interesse sind weiterhin die Versuche, welche Verf. ausgeführt hat, um die Einwirkung von sulfocyansaurem Kali (KCNS) festzustellen. Diese Stickstoffverbindung erwies sich außerordentlich wirksam und brachte lichtgehemmte Samen vorzüglich zur Keimung. Zudem ließ sich im Gegensatz zu den Angaben Gaßners, welcher Kaliumnitrat nicht in seine Chlorissamen eindringend fand, hier ein deutliches Eindringen der Substanz in den Embryo feststellen. Auch nach Auswaschen mit Wasser blieb die Substanz im Embryo und ließ ihre keimfördernde Wirkung deutlich erkennen. Verf. schließt deshalb im Gegensatz zu Gaßner auf Wirkung der Stickstoffverbindungen auf den Embryo und nicht auf die Samenschale E. Lehmann.

**Ursprung, A., und Blum, G.,** Zur Kenntnis der Saugkraft IV. Die Absorptionszone der Wurzel. Der Endodermisprung.

Ber. d. d. bot. Ges. 1921. 39, 70—79.

—, Zur Kenntnis der Saugkraft V. Eine Methode zur Bestimmung des Widerstandes, den der Boden der Wasserabsorption durch die Wurzel entgegensetzt.

Ebenda. 39, 139—148.

Die Verff. haben die in mehreren früheren Arbeiten angewendete Methode der Messung der Saugkraft, d. h. der Differenz zwischen dem bei voller Wassersättigung möglichen und dem tatsächlich vorhandenen Turgordruck in Parenchymzellen, dazu verwertet, die Turgeszenzverhältnisse in den verschiedenen Gewebeschichten der Absorptionszone der Wurzeln von *Phaseolus vulgaris* und *Vicia faba* zu studieren. Sind die Wurzeln in Sägespänen erwachsen, so steigt die Saugkraft von der Epidermis durch die Rinde bis zur Endodermis hin stetig an, z. B. von 0,9 auf 4,2 Atmosphären, in der Endodermis ist sie beträchtlich geringer, in dem gewählten Beispiel 1,3 Atm., und sie fällt noch weiter, bis auf 0,8 Atm., im Perizykel und im Gefäßparenchym. Beträchtliche konstante Unterschiede im osmotischen Wert bei Grenzplasmolyse bestehen zwischen den einzelnen Gewebeschichten nicht. Die Verff. er-

wägen, ob die niedrige Saugkraft in der Endodermis und im Zentralzylinder sich erst beim Präparieren einstellt, kommen aber zu einer Ablehnung dieses Zweifels.

Wäre die Saugkraft jeder Zelle »homogen«, d. h. durch den Spannungszustand der Zellwand allein bedingt, so könnte nach den mitgeteilten Messungen das Wasser nur bis zur Endodermis gesogen werden. Tatsächlich bluteten abgeschnittene Wurzelspitzen, wenn sie in Wasser gestellt wurden. Die Verff. sprechen deshalb die Vermutung aus, daß wenigstens in der Endodermis und vielleicht auch in anderen Zellen die Saugkraft auf der Außenseite größer sei als auf der Innenseite, und daß die an Gefäße grenzenden Parenchymzellen sogar auf der Außenseite positive, innen negative Saugkraft entwickeln, also zugleich als Saug- und Druckpumpen arbeiten. Bei solcher nicht homogener Saugkraft, die auf verschiedenen Zuständen des Plasmas an den betreffenden Seiten beruhen müßte, würde die angewendete Methode nur einen Mittelwert zutage fördern. Den auffälligen »Endodermisprung« der Saugkraft bringen die Verff. in Beziehung zum Casparyschen Streifen.

Daß »andere«, nicht genauer bezeichnete Kräfte bei der Wasserabsorption neben der aktiven Saugung des Parenchyms wirksam sein könnten, bestreiten die Verff. nicht. Ob sie auch Kohäsionsspannungen gelten lassen wollen, ist fraglich, denn was sie unter Kohäsionshypothese verstehen, lehnen sie ausdrücklich ab. Der Ref. jedenfalls kann nicht einsehen, was für eine Kraft neben dem Blutungsdruck der Wurzel tätig sein soll, wenn es nicht die, bei größeren Widerständen auf Kohäsionszug angewiesene, Saugung der transpirierenden Organe sein soll. Nach der Ansicht der Verff. wird durch ihr Präparationsverfahren der physiologische Zustand der Wurzelparenchyme für Viertelstunden nicht verändert gegenüber dem Verhalten in der unverletzten Pflanze. Dann darf beim Abschneiden des Sprosses von der Wurzel eine solche Veränderung erst recht nicht eintreten. Die Blutungstätigkeit eines Wurzelstumpfes entspräche also der aktiven Wurzelsaugung an der unverletzten Pflanze, und der viel ausgiebigere Wassertransport bei Transpiration müßte durch andere Kräfte besorgt werden. Die von den Verff. ermittelten Verhältnisse würden also das Bluten bzw. eine Wasserabsorption von der Ausgiebigkeit des Blutens herbeiführen, nicht mehr. Dem entspricht, daß in Wasser wurzelnde Pflanzen, die bekanntlich fast nie bluten, im ganzen Wurzelgewebe eine Saugkraft gleich Null aufwiesen.

Diese letzte Beobachtung wird in der zweiten Mitteilung weiter verfolgt. Wenn eine Wurzel aus feuchten Sägespänen, wo die Saugkraft

der Wurzelepidermis 1,1 Atm. betrug, in Wasser übertragen wird, so fällt die Saugkraft auffallend langsam; sie beträgt nach 8<sup>h</sup> noch 0,3 Atm. und erreicht den Wert Null noch viel später. Entsprechend stellt sich die Saugkraft der Epidermis — von dem tieferen Gewebe ist hier nicht die Rede — in Lösungen, die 0,02—0,20 GM Rohrzucker im Liter enthalten, auf den osmotischen Wert der umgebenden Lösung genau ein, nach den mitgeteilten Daten bis auf  $\frac{1}{10}$  Atm. genau; dabei kann die Saugkraft vorher in Sägespänen höher oder niedriger gewesen sein. Diese Übereinstimmung ist aber nur dann zu finden, wenn das absorbierende und das transpirierende System in Harmonie sind; wird das Wurzelsystem beträchtlich verkleinert, so steigt die Saugkraft der Wurzel über den osmotischen Wert der umspülenden Lösung. In Erde und in Sägespänen wurde ein Steigen der Saugkraft beobachtet, wenn das Substrat abgekühlt oder die Transpiration gesteigert wurde. Mit der Veränderung der Saugkraft geht immer eine gleichsinnige Veränderung des osmotischen Wertes bei Grenzplasmolyse Hand in Hand. Die Saugkraft der Wurzelepidermis scheint demnach ein brauchbares Maß für den dynamischen Widerstand zu sein, den das Substrat der Wasserabsorption durch die Wurzel entgegengesetzt und für dessen Bestimmung bisher ein Mittel fehlte.

O. Renner.

### **Weber, Friedl.,** Über die Winterruhe der Holzgewächse.

Ber. d. d. bot. Ges. 1921. 39, 152—156.

Ein längeres Verweilen der Bäume in der Kälte befördert bekanntlich deren Treibfähigkeit gegen Ende der Ruheperiode. Verf. hat nun mit Linden folgende Versuche ausgeführt: Ein Exemplar kam im Herbst bis zum Schluß des Jahres in einen warmen Keller. Ein zweites war nur mit dem oberen Teil des Stammes in den warmen Raum geleitet, während seine Wurzel an der Kälte stand. Ein drittes endlich wurde umgekehrt behandelt, die Wurzel war warm, der Sproß kühl gestellt. Am Ende des Kalenderjahres wurden alle drei Bäumchen in ein Warmhaus gestellt, wo schon Ende Januar die oben abgekühlte Linde anfang zu treiben und schon Anfang Februar gut belaubt war. Die beiden anderen Linden verharreten noch lange im Ruhezustand. Die Kältewirkung ist also eine ganz lokale; sie macht sich nur geltend, wenn sie den Sproß getroffen hat. Von seiten der Wurzel läßt sich ein Frühreiben nicht einleiten.

Im Anschluß daran erörtert der Verf. die Frage, wie sich das Treiben durch Pfropfung beeinflussen lasse. Darüber liegen z. Z. nur ganz wenige Angaben vor. Verf. kann von einer *Eriobotrya japonica* berichten, die als Reis auf einen *Crataegus*stamm gepfropft



war. Sie wurde durch die mit ausgeprägter Ruheperiode versehene Unterlage nicht an dauerndem Wachsen gehindert. Die *Crataegus*-Wurzel kann also auch während des Winters Wasser und Nährsalz in genügender Menge liefern. Es ist anzunehmen, daß weitere Versuche auf diesem Gebiete doch auch zu anderen Resultaten führen könnten. Jost.

### Nordhausen, M., Weitere Beiträge zum Saftsteigeproblem.

Jahrb. f. wiss. Bot. 1921. 60, 307—353.

Die letzte größere, auf diese Thema bezügliche Arbeit Nordhausens wurde in dieser Zeitschrift, 1918 (10, 162), besprochen. Der Verf. hatte im Anschluß an Renner die Wasserbewegung durch blockierte Zweige gemessen, einmal wie sie unter dem Einfluß der Blattsaugung, andererseits wie sie unter dem Einfluß der Luftpumpensaugung verläuft. Hatte Renner den Widerstand, die Blockierung, durch Einkerbungen erzielt, so bewirkte Nordhausen sie durch vorgesetzte Tonzylinder, die den Vorteil boten, daß sie durch lange Zeit hindurch unverändert blieben. Beide Autoren waren im Prinzip zu dem gleichen Resultat gelangt: die Blattsaugung vermag ungleich mehr zu leisten als die Luftpumpe, die Blätter saugen also nicht mit einer, sondern mit mehreren Atmosphären. Es waren also negative Drucke von beträchtlicher Höhe in Zweigen, besonders solchen mit welkenden Blättern nachgewiesen. Die Differenzen zwischen den beiden Autoren werden wohl den meisten Autoren als bloß quantitative und unwesentliche erschienen sein. Nicht so den Autoren selbst. Eine z. T. recht scharfe Polemik schloß sich an die beiden Hauptarbeiten an, und das letzte z. Z. vorliegende Glied derselben ist die hier zu besprechende Arbeit. *Duobus certantibus tertius gaudet* — so wird behauptet; dieser Spruch scheint nicht ganz richtig zu sein; jedenfalls ist der Leser der Arbeiten der »tertius gaudens« nicht. Ref. muß offen gestehen, daß es über seine Kraft geht, dieser Polemik im einzelnen zu folgen. Unter diesen Umständen bleibt ihm nichts anderes übrig, als möglichst kurz und objektiv über die Resultate Nordhausens zu berichten. Daß diese von nicht geringem Interesse sind, mag aber gleich gesagt sein.

Der Verf. hat zuerst Versuche nach Art der Rennerschen angestellt. Er kommt zu dem sehr bemerkenswerten Ergebnis, daß eine scharfe Trennung der Blattsaugung und der Pumpensaugung nicht durchführbar ist. Das liegt zunächst daran, daß nach Ausschaltung der Blätter Nachwirkungen dieser als Stammsaugungen auftreten. Später aber, wenn diese ausgeklungen sind, ergibt die Pumpensaugung nicht etwa einen konstanten Wert, sondern sie steigt langsam bis zu einem Maximum an. So kommt der Verf. zu der Überzeugung, daß die

Rennersche Methode durchaus ungeeignet sei und daß unter Umständen wenigstens das von den Blättern durchgesaugte Wasser auf ganz anderen Bahnen sich bewegt, als das von der Pumpe beförderte. Jedenfalls kann also ein Vergleich zwischen Blattsaugung und Pumpensaugung auf diesem Wege nicht erhalten werden. Verf. ist überzeugt, daß die Blattsaugung nur unter Mitwirkung lebender Zellen zustande kommt.

Im zweiten Teil der Arbeit wird über Versuche berichtet, die mit der Nordhausenschen Tonzylindermethode an Freilandpflanzen ausgeführt wurden. Die Zylinder wurden teils den Querschnitten von Zweigen angesetzt, teils seitlichen Einkerbungen oder schließlich dem intakten, durch Entfernung der Rinde freigelegten Holzkörper. So kamen Saugkräfte von bis zu 4 Atm. zur Beobachtung. Auch hier sind dem Verf., insbesondere bei den Versuchen mit intaktem Holzkörper, diese gewaltigen Kräfte nur verständlich bei Mitwirkung lebender Zellen, ohne daß er anzugeben wüßte, wie diese Mitwirkung sich gestaltet. Das allgemeinste Resultat der Arbeit ist das, daß aus den tatsächlich beobachteten negativen Drucken keine Stütze für die Kohäsionstheorie erwächst.

Jost.

## Cribbs, J. E., Ecology of *Tilia americana*. II. Comparative studies of the foliar transpiring power.

Bot. Gazette. 1921. 71, 289—313. Mit 10 Kurvenfiguren im Text.

Früher ist in dieser Zeitschrift (1921, S. 272) über Untersuchungen berichtet worden, die der Verf. über die relative Transpiration der Blätter von *Tilia americana* an verschiedenen Dünenstandorten angestellt hat. Nun sind diese Studien an neun weiteren Standorten auf tonigem Boden, und zwar in mesophilen Wäldern und auf der Prärie, teils bei Chicago, teils in Pennsylvanien, fortgesetzt worden. Auf der Prärie ist der tägliche Gang der relativen Transpiration ähnlich wie auf den Dünen. Im Wald sind die Transpirationsverhältnisse dagegen andere als an den offenen Standorten: die Transpiration steigt am Morgen langsamer an, entsprechend dem langsameren Hellwerden, erreicht das Maximum später, und zeigt am Mittag keine Depression, im Zusammenhang mit dem Fehlen eines Sättigungsdefizits in den Geweben. Außerdem ist das Maximum im Wald niedriger als auf Düne und Prärie, trotz der hygrophilen Struktur der Blätter, infolge der höheren Luftfeuchtigkeit. Bodenwasser war in den Tonböden während des ganzen Sommers in ausreichender Menge vorhanden, Mangel daran brachte nie Welken hervor, wie es auf den Dünen vorkommt. Ein deutlicher Zusammenhang besteht zwischen Boden-

temperatur und Transpirationsgröße; die Stationen mit kälterem Boden haben deutlich niedrigere Transpiration, primär natürlich schwächere Wurzeltätigkeit.

O. Renner.

### Tröndle, A., Untersuchungen über das Sinusgesetz bei den geotropischen Reaktionen von *Lepidium*.

Jahrb. f. wiss. Bot. 1921. 60, 295—306.

M. M. Riß hat gezeigt, daß in gewissen Versuchen eine in der Längsrichtung der Keimlinge einwirkende Massenbeschleunigung den Effekt einer senkrecht zur Längsachse tätigen Schwerkraft ganz aufhebt oder stark hemmt. Sie sucht dann nachzuweisen, daß auch schon die Schwerkraft selbst, wenn sie in der Längsrichtung wirkt, stark hemmenden Effekt habe. Demnach sollte das Sinusgesetz nur angenähert, nicht aber exakt gelten, da ja, je schiefwinkliger die Schwerkraft angreift, desto größer ihre Längskomponente wird. Schiefwinkliger Angriff leistet also weniger als dem Sinus des Winkels entspricht. Diese theoretische Forderung schien durch einige Versuche Bestätigung zu finden.

Im Nachlaß des uns leider so früh entrissenen A. Tröndle fand P. Stark ein reiches experimentelles Material, das der Prüfung dieser Frage gewidmet war. Wie nicht anders zu erwarten, hat Tröndle mit vielen Hunderten von Keimlingen gearbeitet und seine Ergebnisse statistisch behandelt. Er hat sich einmal der Kompensationsmethode bedient, andererseits Präsentations- und Reaktionszeiten bestimmt. Stets findet er für sein Objekt die Gültigkeit des Sinusgesetzes mit einer Genauigkeit, die überraschen muß. Selbst bei den kleinsten Neigungswinkeln, die zur Verwendung kamen,  $10-12^\circ$ , ist das der Fall. — Ob andere Objekte sich anders verhalten als seine Versuchspflanze (*Lepidium*) oder ob die Wirkung der Längskraft erst bei größeren Längskräften deutlich wird, das müssen weitere Untersuchungen zeigen.

Jost.

### Guttenberg, H. v., Untersuchungen über den Phototropismus der Pflanzen. III. Gibt es ein Sinusgesetz des Phototropismus?

Ber. d. d. bot. Ges. 1921. 39, 101—108.

Verf. hat bei *Avena* das Sinusgesetz des Phototropismus vor allem mit der Kompensationsmethode geprüft. Er kommt zu dem Resultat, daß dieses Gesetz Geltung hat, wenn man die konische Gestalt der vorzugsweise empfindlichen Spitze in Betracht zieht. Die von Blaauw den Ausführungen von Konrad Noack entgegengehaltenen Einwände



erweisen sich demnach als durchaus berechtigt. Unter diesen Umständen ist es auffallend, daß Verf. Blaauw gar nicht nennt.

Auf die Methodik der Untersuchung einzugehen, mag einer späteren Besprechung vorbehalten sein, wenn erst die in Aussicht gestellte ausführliche Mitteilung vorliegt.

Jost.

### **Guilliermond, A., Sur le chondriome de la cellule végétale.**

#### **A propos d'une note récente de M. Dangeard.**

Bull. soc. bot. France. 1920. 67, 170—180. 3 Abb.

Die vorliegende Studie bringt keine neuen Beobachtungen, sondern enthält lediglich eine eingehende Stellungnahme zu den Bedenken, die Dangeard gegen die Chondriosomenlehre des Verf.s geltend macht.

Die Auffassung Dangeards läßt sich kurz folgendermaßen zusammenfassen: Guilliermond unterscheidet im wesentlichen zwei Varietäten von Chondriosomen, die sich in embryonalen Zellen nur durch einen geringen Größenunterschied voneinander unterscheiden lassen, nämlich erstens solche, aus denen die Plastiden hervorgehen (die größeren) und zweitens kleinere unbekannter Funktion. Die Jugendstadien der Plastiden sind schon seit Schimper bekannt und es besteht somit kein Grund, diese mit unter den Sammelbegriff der Chondriosomen einzureihen, sie sind selbständige genuine Bestandteile der Zelle. Da die zweite Varietät der Chondriosomen vermutlich nur ergastische Gebilde der Zelle darstellt, die man gemeiniglich unter dem Begriff Mikrosomen zusammenfaßt, so ist hiermit einer eigentlichen Lehre von den Chondriosomen der Boden entzogen, denn diese Lehre sieht in den Chondriosomen genuine Bestandteile des Plasmas, selbständige nur durch Teilung aus ihresgleichen vermehrbare Organellen, die bei der Zusammensetzung des Plasmas eine wesentliche Rolle spielen. Es ist falsch, alle Gebilde gleicher Färbbarkeit und gleichen Aussehens unter dem Sammelnamen Chondriosomen zusammenzufassen.

Gegen diese Auffassung macht Verf., wie schon des öfteren, energisch Front. Er führt eingehend aus, daß die Chondriosomen der tierischen und pflanzlichen Zelle als homolog anzusehen sind und daß sie selbständige Bestandteile des Zytoplasmas darstellen, die sich nur durch Teilung vermehren können. Ihre Funktion ist hauptsächlich sekretorisch, ohne daß nun deshalb alle Stoffwechselprodukte der Zelle sich von Chondriosomen herleiten müßten. Die Lebendbeobachtung zeigt, daß es sich hier nicht um Kunstprodukte, sondern um weitverbreitete Bestandteile des Zytoplasmas handelt. Ferner vertritt Verf. wiederum den Standpunkt, daß die Chondriosomen bei der Vererbung beteiligt seien. Die Fähigkeit der Photosynthese mache es verständlich,

daß sich in der Pflanze eine besondere Varietät der Chondriosomen herausgebildet habe, aus denen die Plastiden entstünden. Zum Schluß weist Verf. den Vorwurf zurück, er zähle alle Zellbestandteile von gleichem Aussehen und gleicher Färbbarkeit zu den Chondriosomen. Zur Charakterisierung dieser Gebilde müssen morphologisches Aussehen, Entwicklung und Färbbarkeit, sowie ihr gesamtes histochemisches Verhalten herangezogen werden. Dann sei es leicht, in einem gegebenen Falle die Chondriosomen von ähnlich färbbaren Stoffwechselprodukten zu unterscheiden, die mit jenen in keinerlei Zusammenhang stehen. Die irrtümliche Auffassung Dangeards sei in der Hauptsache dadurch veranlaßt, daß dieser Autor neben seinen Lebendbeobachtungen das Studium fixierter und gefärbter Präparate zu sehr vernachlässigt habe.

Man kann sich bei der Lektüre dieser Arbeit des Eindrucks nicht erwehren, daß sich der Verf. einseitig an eine Auffassung klammert, die schon verschiedentlich mit Erfolg bekämpft worden ist. Seine Lehre von den Chondriosomen stützt sich auf Voraussetzungen, die keineswegs als bewiesen angesehen werden können, und die dadurch nicht glaubhafter werden, daß sie von einer Reihe Autoren immer wieder als feststehende Tatsachen ins Feld geführt werden. Der Kernpunkt für die Auffassung der Chondriosomen liegt in der Frage, haben wir es hier mit ergastischen oder genuinen Zellbestandteilen zu tun. Diese Frage ist noch ziemlich ungeklärt, jedoch sprechen alle neueren Untersuchungen mehr und mehr dafür, daß wir in den Chondriosomen Stoffwechselprodukte vor uns haben, d. h. feine Vakuolen offenbar stickstoffhaltiger Substanz. Was schließlich die immer wieder behauptete Teilungsfähigkeit dieser Gebilde betrifft, so kann auch sie in keiner Weise als bewiesen gelten. Handelt es sich bei den Chondriosomen tatsächlich nur um mehr oder weniger fadenförmige Vakuolen, so wäre ein gelegentliches Zerreißen derselben, wie wir es ja auch von den Myelinformen kennen, keine besonders auffällige Erscheinung. Hieraus aber auf eine Teilbarkeit der Chondriosomen und weiterhin auf selbständige, den Plastiden und Kernen vergleichbare Zellorgane schließen zu wollen, erscheint dem Ref. unangängig, solange nicht auf anderem Wege exakte Grundlagen für die Bewertung der Chondriosomen geschaffen sind.

Konrad Ludwig Noack.

### **Metzner, P., Zur Mechanik der Geißelbewegung.**

Biol. Centralbl. Leipzig. 1920. 40, 49—87.

Den für einzelne Fälle hinreichenden Stoff an Beobachtungen über Geißeltätigkeit in der Art zu bewerten, daß man ihn an der Hand von physikalischen Experimenten an künstlichen Modellen vergleichend durch-

prüft, erscheint ein einleuchtendes Verfahren, um dem Problem der Geißelbewegung in gewissen Punkten beizukommen. Nachdem an bewegten künstlichen Gebilden die Schwingungsräume und Strömungsbilder studiert worden sind, müssen sich umgekehrt aus denselben bei natürlichen Geißeln genau beobachteten Erscheinungen Anhaltspunkte finden lassen, um die Bewegungsweise zu erschließen, im besonderen die Gestalt der ruhenden Geißel zu bestimmen, auch wenn die Geißel — wie vielfach — an der Grenze der Sichtbarmachung liegt. So berührt Metzner absichtlich fast ausschließlich die physikalische Seite der äußeren Bewegungsform und bemüht sich um die inneren Vorgänge nur insoweit, als sich daraus eine genauere Festsetzung des mechanischen Problems finden lassen könnte.

Metzners Aufgabe war es, die zwar anerkannte, aber wenig kritisch geprüfte — an Flagellaten gewonnene — Bütschliche Geißeltheorie, wie auch die wenigen Einwände dagegen, einmal auf Grund experimenteller Erfahrung nachzuprüfen. Bütschli stellt sich bekanntlich vor, daß die Geißel schraubig gekrümmt ist, infolge einer spiralig verlaufenden Kontraktionslinie. Die Kontraktion umwandert die Geißel beständig; dadurch kommt die Rotation zustande, die beobachtet wird. Vergleichbar der Tätigkeit einer Schiffsschraube arbeitet und wirkt die Geißel. Nach Ulehlä liegen andererseits die Verhältnisse verwickelter. Die wirklich zu beobachtende Gestaltsveränderung und der Schwingungsraum seien nicht so einfach, wie das die Bütschliche Theorie erfordere. Nur vermeintliche Gegner sind nach Metzner Delage und Herouard. Ihre Ausführungen sind dem Verf. insofern der Berücksichtigung wert, als sie durch eine geometrische Überlegung zu finden glauben, rein kegelförmige Schwingungen der Geißeln ermöglichten die Fortbewegung nicht. Die Rotation der Geißel erfolge erst infolge der durch die Geißelschwingung in Kegelform bewirkten Drehung des zugehörigen Organismenkörpers, also mittelbar.

Die Arbeit gliedert sich in theoretische Vorbetrachtungen, physikalische Versuche am Modell und die Analogieschlüsse auf das Verhalten der lebenden Geißeln.

Das Zustandekommen der äußeren Form der in Bewegung tätigen Geißel ist — wenn man die inneren Energien beiseite läßt — durch die elastischen Eigenschaften der Geißel und den Widerstand des Wassers hervorragend bedingt. Diese Überlegung leitet Metzner bei den theoretischen Betrachtungen. Ein kegelförmig rotierender Stab von geringfügiger Elastizität an einem freibeweglichen Gebilde saugt sich ins Wasser hinein zufolge des durch die Geißelschwingung erzeugten Wasserstromes, und zwar mit einer Geschwindigkeit, die diesem Wasserstrom



entspricht. Durch den Widerstand des Wassers wird eine rückläufige Rotation des Körpers verursacht. Der Körper mit seiner verhältnismäßig großen Masse bewegt sich langsamer als die schwächere Geißel. Wenn eine Geißel beispielsweise 16 Umdrehungen in der Sekunde macht und der Körper zu gleicher Zeit 6, so ist die wahre Umdrehungsfrequenz für die Geißel 22 Umdrehungen. Schraubenförmige Gebilde verlieren laut Metzner für die ganze Frage an Bedeutung, wenn man dieselbe Überlegung für elastische Körper durchgegangen ist. Es stellt sich dann heraus, daß rotierende biegsame Gebilde oder entsprechende künstliche Modelle notwendigerweise passiv, rein durch die Wirkung der Wasserwiderstände, Schraubenform annehmen, wobei sich der Schwingungsraum ebenso notwendig verengert. Der Vortrieb einer passiv gebildeten Geißelschraube ist von dem Steigungswinkel der Schraubenwindungen abhängig. Nur bei einer bestimmten Geschwindigkeit der Geißelschwingung, die ihrerseits den optimalen Steigungswinkel der Schraube erzeugt, tritt der Vortrieb in Erscheinung.

Die physikalischen Versuche bestätigen die theoretischen Überlegungen. Eine ausgiebige Ortsbewegung kann auch ohne Schraubengestalt der Geißel zustande kommen, einfach durch Umschwingen eines kegelförmigen Raumes. Das ist wohl das wichtigste Ergebnis der Untersuchung. Die Geißel geht in solchen Fällen stets voraus. Die Zugkraft der Geißel ist bei einem Winkel von 20 bis 23° und bei einer wenig biegsamen, nicht zu langen Geißel am größten. Bei größerer Biegsamkeit nimmt die Geißel, zumal bei schneller Rotation, passiv Schraubenform an. Die Schraube wird um so steiler, je höher die Geschwindigkeit ansteigt. Sie täuscht so eine solide oder eine aktiv erzeugte Schraubengestalt vor. Indes zeigen starre (aktive) und passive Schraubengestalten beachtenswerte Verschiedenheiten in der Wirkungsweise. Zu den Versuchen benutzt Metzner starre gerade, gebogene und elastische Drähte und elastische Spiralen aus Messing oder Aluminium, welche mit Hilfe eines Schwachstromelektromotors in einem Glasgefäß mit Wasser rotiert werden. Die Umdrehungen bewegen sich zwischen 12—15 für die Sekunde. Die Strömungsvorgänge im Wasser werden sichtbar gemacht durch eine Versuchsanordnung, die sich an eine zuerst von Ahlborn angegebene anlehnt. Es wird dabei das Wasser durch langsam steigende sehr kleine Gasbläschen durchsetzt, diese mit parallelem Licht beleuchtet und verdeutlicht; und man kann, indem man das Licht spaltförmig abblendet, mit der so geschaffenen »Lichtplatte« das Gefäß absuchen und gleichsam in optische Querschnitte zerlegen. Wegen weiterer Einzelheiten und der ferner noch angewandten stroboskopischen Methode muß auf die Arbeit selber verwiesen werden. Zudem hat Metzner

die Verhältnisse noch besonders in der Physikalischen Zeitschrift 1919, 20, 536ff. behandelt.

Vorwiegend die Versuche mit den elastischen Drähten zieht Metzner zur Verständlichung der lebendigen Geißeltätigkeit heran. Er sieht die Geißeln nicht als starr an; sie sind mehr oder weniger biegsam. Hinsichtlich der Flagellaten läßt sich die Formung der Schwingungsräume ermitteln, dagegen haben wir von den Strömungsbildern keine Vorstellung; auch Metzner vermag die Strömungen im Medium nicht zu veranschaulichen. Ulehlas richtig gesehene Schwingungsräume der Flagellatengeißel deutet Metzner in anderer Weise wie dieser Autor: Meist verhalten sich die Geißeln der Flagellaten wie mehr oder weniger weiche und biegsame Gebilde mit einfacher kegelförmiger Bewegung des basalen Teils. In der Mehrzahl der Fälle kann die Schraubentheorie Bütschlis nicht zu Recht bestehen. Nur bei Rückwärtsbewegung der Flagellaten (z. B. infolge eines Reizes) kann eine Schraubenform, jedoch eine passive, möglich sein.

Unter den Bakterien trifft für *Chromatium Okeni* die Bütschlische Theorie zu. Das ist der einzige Fall, bei dem sie unumwunden zugegeben werden kann, ja bei dem sie Metzner zwingend erscheint. Vielleicht schließen sich einige *Vibrio*-Arten an. *Chromatium* hat also starre Geißeln, die sich aktiv schraubenförmig krümmen, eine Tatsache, die auch Metzner wieder zu der Annahme einer wandernden spiraligen Zone größter Kontraktion führt. Anders *Spirillum volutans*, für das die Bütschlische Theorie von Reichert herangezogen worden ist. Zwar ist die Fähigkeit der Kontraktion bei den bis zu 24  $\mu$  langen Geißeln sicher gestellt (Migula); doch ist das Ergebnis Metzners, daß die Schraubengestalt mindestens zum Teil passiv durch Widerstandskräfte bei der biegsamen Geißel erzeugt wird. Ihre Umdrehungsenergie erreicht in der Nähe der Geißelbasis den höchsten Wert. Die Geißel scheint aber nur mittelbar an der Bewegung beteiligt zu sein. Sie bewirkt in erster Linie die Rotation des Körpers und damit erst die Fortbewegung des Ganzen. Dies gilt auch für *Thiospirillum* jenense, für das Metzner als Unterlage Buders Untersuchungen heranzieht.

G. Schmid.

### Walter, Heinr., Über Perldrüsenbildung bei Ampelideen.

Flora. 1921. 114, 187—231. 6 Abb. im Text.

Die Perldrüsen der Ampelideen (*Vitis*, *Ampelopsis*) sind glasklare, kugelige Emergenzen, die an Achsenstielen und Blattrippen unter den Spaltöffnungen entstehen, indem die an die Atemhöhle grenzenden Grundgewebezellen sich mächtig vergrößern und die Schließzellen nebst

benachbarten Epidermiszellen emporheben. In den Zellen der Perldrüsen häufen sich Fetttropfen und Spaltungsprodukte der Stärke an. Verf. vergleicht hinsichtlich ihres mikrochemischen Verhaltens die Perldrüsen mit den »Ameisenbrötchen« von *Leea hirsuta*. Die Untersuchungen des Verf.s über den Einfluß der Außenweltbedingungen auf die Entstehung von Perldrüsen führen ihn zu der Feststellung, daß Perldrüsen auch unabhängig von gesteigertem Feuchtigkeitsgehalt der Luft entstehen können, ja daß sogar an trockenen Standorten und bei trockener Witterung die Perldrüsenbildung gefördert wird. Andererseits erwähnt Verf., daß nach übermäßiger Hitze, die die Perlenbildung hemmt, plötzlich zahlreiche Perldrüsen entstehen, wenn ein kühler Tag eintritt, oder die Versuchspflanzen in feuchte Luft übertragen werden. Die zahlreichsten Perldrüsen traten beim Austreiben auf — auch an austreibenden abgeschnittenen Stengeln, die viel Wasser zur Verfügung hatten, und bei Keimlingen sah Verf. die Perldrüsenbildung hauptsächlich in feuchter Luft erfolgen. Die Beobachtungen, nach welchen bei erhöhter Transpiration und gesteigerter Salzanhäufung die Perldrüsen reichlich gebildet werden, lassen Verf. den Anschluß an die Exkretionstheorie seines Lehrers Stahl finden und Stahls Vermutung verteidigen, nach welcher die Perldrüsen »krankhafte, durch verhinderte Exkretion hervorgerufene Gebilde seien«.

Küster.

### Beach, W. S., Biologic Spezialization in the Genus Septoria.

Amer. Journ. of Botany. 1919. 6, 1—33.

Die weite Verbreitung sogenannter biologischer Arten unter den Pilzen ließ vermuten, daß auch unter den Fungi imperfecti derartige Spezialisierung vorkommt. Bekannt ist darüber bis jetzt nur sehr wenig. Die Untersuchungen des Verf.s, die sich auf die weit verbreitete, artenreiche Gattung *Septoria* erstrecken, bilden einen ersten Anlauf in dieser Richtung. Daß vielfach Formen, die man bisher für einheitliche Arten angesehen hat, in mehrere biologische Sippen aufgelöst werden müssen, war wohl zu erwarten. Verf. hat das wahrscheinlich gemacht für *Septoria Rubi*, die er auf *Rubus occidentalis* sammelte, ferner für *S. Polygoni*, die z. B. in der Natur auf *Polygonum amphibium* und *hydro-piper* vorkommt, während die in den Infektionsversuchen des Verf.s verwandten Formen (von *Pol. pennsylvanicum*, *persicaria* und *lapathifolium*) auf erstere Arten nicht übergingen. — Gewöhnlich ist eine *Septoria*-art auf eine Phanerogamengattung beschränkt, sie geht höchstens auf sehr nahe verwandte Gattungen über. *S. Convolvuli* Desm. von *Convolvulus arvensis* ist offenbar nicht identisch mit der auf *Convolvulus sepium* vorkommenden Form, die ebenso benannt worden ist



*S. fairmani* E. & E., das von *S. malvicola* E. & M. als Art abgetrennt worden ist, muß mit letzterer zu einer Art vereint werden, da weder morphologische noch physiologische Verschiedenheiten bestehen. Bei der Verwendung äußerer Merkmale zur Artunterscheidung ist deshalb größte Vorsicht geboten, weil vielfach Außenbedingungen bei der gleichen Art große Verschiedenheiten erzeugen können. Das Krankheitsbild kann bei der gleichen Art sehr variieren, sogar die Sporengröße kann unter dem Einfluß sich ändernder Außenbedingungen beträchtlich schwanken.

H. Kniep.

**Blakeslee, A. F., Cartledge, J. L., and Welch, D. S.,**  
Sexual Dimorphism in *Cunninghamella*.

Bot. Gazette. 1921. 72, 185—219.

Die Abhandlung berichtet über eine Nachuntersuchung der Arbeit O. F. Burgers (Bot. Gazette, 1919, 68, 134—146), die in dieser Zeitschrift (1920, 12, 518) besprochen worden ist. Die Verff. kommen zu Ergebnissen, die von denen Burgers erheblich abweichen. Burger hatte bekanntlich angegeben, daß sich die Sexualitätsverhältnisse bei *Cunninghamella Bertholletiae* dem bei den heterothallischen *Mucorineen* bislang ausnahmslos bekannten  $+-$  und  $---$ -Schema nicht fügen. Er berichtet u. a. über Stämme, die mit zwei anderen Zygoten geben, welche ihrerseits auch miteinander Zygoten bilden. Aus Burgers Tabelle geht hervor, daß es bei *Cunninghamella Bertholletiae* mehr als zwei sexuell verschiedene Typen geben muß, vorausgesetzt, daß Burger keiner Täuschung verfallen ist und daß sein Ausgangsmaterial wirklich rein war, d. h. nur aus Einspormyzelien bestand. Dies wird von den Verff.n bestritten. Auf Grund umfassender Versuche kommen sie zu dem Ergebnis, daß auch *Cunninghamella Bertholletiae* (ebenso wie die ebenfalls von ihnen untersuchten Arten *C. elegans*, *C. echinulata* und die noch unbeschriebene, als *C. A.* bezeichnete Form) dem  $+-$  und  $---$ -Schema eingereiht werden kann. Ein Unterschied gegenüber anderen *Mucorineen* macht sich allerdings insofern geltend, als es bei *Cunninghamella Bertholletiae* offenbar Stämme von sehr verschieden starker sexueller Aktivität gibt. Während der eine  $+-$ -Stamm mit einem  $---$ -Stamm prompt reagiert, tut es ein anderer nur selten und unvollkommen oder nur unter ganz bestimmten, meist nicht näher bekannten Bedingungen, ein dritter reagiert vielleicht gar nicht. Im letzteren Falle wird er als neutral bezeichnet, womit jedoch nicht gesagt sein soll, daß es sich um eine heterokaryotische Form handeln müsse, sondern nur so viel, daß bisher Geschlechtsreaktionen weder mit  $+-$  noch mit  $---$ -Myzel beobachtet worden sind. In den 2250 Kombi-

nationen, die mit 202 Stämmen von *Cunninghamella* gemacht worden sind, ist niemals beobachtet worden, daß ein Stamm sowohl mit einem  $+$  wie mit einem  $-$ -Myzel Zygoten ergibt. Entweder wurde Reaktion mit einem von beiden, oder (seltener) mit keinem von beiden beobachtet. Unter den Stämmen, die die Verff. genauer untersucht haben, ist auch einer, der mit Burgers Stamm Nr. 21 identisch ist. Alle übrigen wurden von den Verff.n neu isoliert. Burger gibt an, daß sein Stamm 21 hermaphroditisch sei. Die Verff. fanden dagegen, daß er ausnahmslos wie ein  $-$ -Stamm reagiert.

Bedenkt man, daß das Arbeiten mit heterothallischen Mucorineen sehr große Sorgfalt erfordert und die Infektionsgefahr mit Sporen fremder Stämme beim Arbeiten mit *Rhizopus* und *Cunninghamella* ganz besonders groß ist (hierauf haben die Verff. in einer kurz zuvor erschienenen Publikation [Bot. Gazette, 1921, 72, 162—172] mit vollem Recht nachdrücklich hingewiesen), so wird man in der Tat an der Richtigkeit der Angaben Burgers zweifeln müssen, zumal die Untersuchungen der Verff. auf viel breiterer Grundlage aufgebaut sind. Wenn also nicht die verschiedene Herkunft des größten Teils der Burgerschen Stämme der Grund für deren verschiedenes Verhalten ist (was Ref. nicht als völlig ausgeschlossen bezeichnen möchte), so dürfen wir wohl sagen, daß nach den bisherigen Untersuchungen alle heterothallischen Mucorineen als zweigeschlechtig anzusehen sind. Wenn Ref. in dem oben zitierten Referat über die Arbeit Burgers die von letzterem beschriebenen Erscheinungen mit dem Verhalten der Hymenomyzeten verglichen hat, so wäre nach den neuen Ergebnissen der Verff. dieser Vergleich nicht am Platze. Schon hier mag betont werden, daß die Einwände der Verff. auf die heterothallischen Hymenomyzeten nicht anwendbar sind, und daß diese sich ganz sicher anders verhalten wie die zweigeschlechtigen Mucorineen. Ref. wird hierauf in anderem Zusammenhange ausführlicher zurückkommen.

H. Kniep.

**Braun, H., und Cahn-Bronner, C. E.,** Über die synthetischen Fähigkeiten pathogener Bakterien und ihr biologisches Verhalten unter einfachen Ernährungsbedingungen.

Centralbl. f. Bakt. I. Abt. 1921. 86.

1. Die Ernährungsbedürfnisse des Paratyphus B-Bazillus; sein Wachstum und seine Eigenschaften beim Aufbau aus einfachen chemischen Verbindungen. S. 1.
2. Die synthetischen Fähigkeiten verschiedener Bakterienarten. S. 196.
3. Die Bedeutung des Stoffwechsels für die Entbehrlichkeit oder Unentbehrlichkeit des Sauerstoffes. S. 380.

Die üblichen bakteriologischen Nährböden sind von so verwickelter Zusammensetzung, daß ernährungsphysiologische Versuche, die nur für

diagnostische Zwecke unternommen zu werden pflegten, sich meist auf die Vergärbarkeit von gesetzter Kohlehydrate beschränkten. Aus dem Grunde wissen wir über die Mindestbedürfnisse selbst der bekanntesten Bakterienarten nicht viel. Experimente mit Nährlösungen, die aus chemisch wohl definierten Stoffen zusammengesetzt waren, wurden zwar auch mehrfach angestellt, aber doch meist für ganz bestimmte Zwecke, z. B. das Studium der Toxinbildung, selten mit physiologischen Zielen. Die vorliegenden Mitteilungen machen hiervon eine Ausnahme und bringen uns ein gutes Stück weiter.

Die Verff. finden, daß der zwischen Typhus- und Colibakterien stehende Paratyphus-B-Bacillus auch bei Innehaltung aller Vorsichtsmaßregeln dauernd in einer Nährlösung gedeihen kann, die als organischen Stoff nur milchsaures Ammon enthält. An Stelle der Milchsäure kann auch Bernsteinsäure oder Zitronensäure treten, nicht dagegen Ameisensäure und Essigsäure. Sehr bemerkenswert ist nun, daß der Bacillus, der als fakultativer Anaerobier bekannt ist, unter diesen Umständen streng aerob wird. Auch Zusatz von Glukose und Maltose, sowie von Mannit, die unter Säurebildung vergoren werden, erlaubt kein anaerobes Wachstum. In diesen Versuchen diente Ammonsalz als N-Quelle. Nitrat und Nitrit war dazu nicht geeignet. Von Aminosäuren erwiesen sich die meisten als schlechte N-Quellen, während d-Alanin, Asparaginsäure und Glutaminsäure üppiges, aber wiederum nur aerobes Wachstum erlaubten.

In dem einfachen Ammonlaktatnährboden war Beweglichkeit und Geißelbildung sehr herabgesetzt, die Form der Bakterien dünn, krumm und zugespitzt, obgleich die Vermehrung fast so gut war wie in Bouillon. Virulenz und immunisatorisches Verhalten waren nicht verändert.

Ganz ähnlich verhielten sich Coli-Bakterien. Ihr Sauerstoffbedürfnis war so groß, daß sie in Reagenzglaskulturen mit hoher Flüssigkeitssäule nicht dauernd weiter gezüchtet werden konnten (wahrscheinlich, weil sie aus Mangel an Beweglichkeit untersanken. D. Ref.). Auffallend war, daß sie mit Tryptophan, d. i. Indol-Alanin, nicht gut gediehen, trotzdem Indol abgespalten wurde und der Alaninrest gute Ernährung gewährleistet. Ferner schloßen sich ernährungsphysiologisch an: *Bac. proteus vulgaris*, *Bac. alkaligenes*, *Friedländerbacillus*, *Vibrio cholerae*, während der nahe verwandte *Vibriö Metschnikoffi* in der einfachen Laktatlösung nicht gedieh.

Eigenartig sind die Ergebnisse in bezug auf das Nährsalzbedürfnis. Die meist benutzte Lösung enthielt nur Kochsalz und Kaliumphosphat. NaCl konnte durch KBr ersetzt werden. Zusatz von Salzen, die S, Ca, Mg, Fe enthielten, verbesserte das Wachstum des Paratyphus B nicht merklich. Coli wuchs dagegen viel besser mit  $MgSO_4$  und  $CaCl_2$ .



Auch *Proteus* brauchte mindestens S. Alkaligenes, das nur gut mit NaCl, das durch KBr hier nicht ersetzt werden konnte. Wenn auch diese Ergebnisse nicht (wie die bekannten von Benecke) als durchaus beweisend gelten können, weil bei Bakterienkulturen mit ihrem geringen Bedarf an Nährsalzen die angewandten Methoden zur Ausschließung einzelner Elemente (Mg aus dem Glase!) nicht ausreichten, so deuten sie doch auf wechselndes Bedürfnis der verschiedenen Arten hin.

Unter den Typhus- und Ruhrstämmen finden sich einige, deren Verhalten dem des Paratyphus B gleicht. Die meisten können, ebenso wie der dem Typhusbacillus nahe stehende Paratyphus A mit Ammonstickstoff nicht gedeihen. Auch die meisten Aminosäuren erwiesen sich als ungeeignet, während das l-Tryptophan mit seiner heterozyklischen Komponente die Vermehrung erlaubte, wenn daneben eine geeignete C-Quelle, wie Milchsäure oder Glukose, vorhanden war. Doch fehlte auch hier anaerobes Wachstum und wurde die Geißelbildung sogar ganz unterdrückt. Das letztere fanden Braun und Mitarbeiter in früheren Arbeiten auch in Hungerkulturen verschiedener Bakterienarten. Wachstum mit Ammonstickstoff war folgenden grampositiven Arten nicht möglich: Diphtheriebazillen, Xerosebazillen, Milzbrandbazillen, Staphylokokken, Streptokokken, Heubazillen.

Um anaerobes Wachstum der »fakultativ anaeroben« Bakterien der Coli-Gruppe (Typhus, Paratyphus B, Parat. A, Coli) und der Ruhrbakterien zu ermöglichen, mußte den Nährlösungen Pepton oder Erepton — ein mit Erepsin hergestelltes Aminosäuregemisch — zugesetzt werden. Einzelne, sowie ein künstliches Gemisch sämtlicher verfügbarer Aminosäuren genügte dazu nicht, was darauf hindeutet, daß ein als Verunreinigung gegenwärtiger Stoff, vielleicht eine organische P-Verbindung das Wirksame war. Glukosezusatz verbessert das anaerobe Wachstum auch bei den Arten, die den Zucker nicht vergären und erlaubt dem Paratyphus B-Bacillus bei Gegenwart des Tryptophans, nicht aber der anderen Aminosäuren, Gärung und das damit hier verknüpfte anaerobe Wachstum.

Sehr vielseitig ist der *Bac. pyocyaneus*. Auch er wächst in dem einfachen Laktatnährboden. Darin ist er wie in den üblichen Bouillonnährböden aerob. Er kann aber auch denitrifizieren und wird deshalb bei Nitratgegenwart anaerob. Dazu genügt aber wiederum nicht Milchsäure und Glukose mit anorganischer N-Quelle, sondern er bedarf dann mindestens einer Aminosäure, z. B. der Asparaginsäure.

Es macht nach alledem den Eindruck, als wenn bei Bakterien, wie das für Hefen nachgewiesen wurde, die Enzyymbildung an die Gegenwart gewisser Atomgruppierungen in der Nahrung gebunden wäre.

E. G. Pringsheim.

**Farneti, Rodolfo, Sopra il »brusone« del riso. Note postume.**

Atti dell' Istituto Bot. dell' Università di Pavia. **18**, (1)—(14). Tav. XX—XXIX.

Luigi Montemartini veröffentlicht hier die Illustrationen, die der verstorbene Gelehrte als Beleg seiner Ansichten über das Entstehen der »Brusone«-Krankheit des Reises gezeichnet hatte. Nach Farneti wird diese Krankheit durch einen Pilz hervorgerufen, der wegen seines unter verschiedenartigen Vegetationsbedingungen recht verschiedenartigen Auftretens unter mehreren Namen beschrieben war, hauptsächlich als *Piricularia Oryzae* und *Helminthosporium Oryzae*. Gegenüber anderen Ansichten — z. B. Brizis, die auch »Sorauer« vertritt — und nach denen diese Pilze nur die Begleiter einer physiologischen Erkrankung des Reises sein sollten, konnte Farneti die Krankheit experimentell durch Impfung gesunder Reispflanzen beliebig erzeugen, Resultate, die auch, wie aus einem mitgeteilten Briefe Metcalfs hervorgeht, von diesem in Amerika in über 600 Fällen an gesunden Reispflanzen erreicht seien.

Rawitscher.

**Vogel, J., und Zipfel, Beiträge zur Frage der Verwandtschaftsverhältnisse der Leguminosen-Knöllchenbakterien und deren Artbestimmung mittels serologischer Untersuchungsmethoden.**

Centralbl. f. Bakt. II. Abt. 1921. **54**, 13 ff.

Die Verff. haben in der bakteriologischen Abteilung des Leipziger landwirtschaftlichen Universitätsinstituts auf serodiagnostischem Wege die verwandtschaftlichen Beziehungen der Knöllchenbakterien verschiedener Leguminosen zu ergründen versucht. Hochwertiges Immuneserum ließ sich im allgemeinen verhältnismäßig leicht nach dreimaliger Einspritzung jeweils steigender Menge der Bakterienaufschwemmung in die Blutbahn von Kaninchen gewinnen. Wegen der Einzelheiten, auch bezüglich der Gewinnung der Bakterienaufschwemmungen und -extrakte, muß auf das Original verwiesen werden. Meist wurde das Agglutinationsvermögen geprüft, zur Ergänzung und Kontrolle der damit erzielten Ergebnisse aber auch die Präzipitinreaktion herangezogen. Auch das Verhalten der Immunsere zu *Azotobacter* wurde geprüft. Es ergab sich bei den Versuchen in teilweisem Einklang mit früheren zuverlässigen Bearbeitern der Frage nach dem Verhältnis der Knöllchenbakterien in verschiedenen Leguminosenarten, daß in der Tat verschiedene Arten zu unterscheiden sind. Die Verff. unterscheiden folgende Arten:

1. *Lupinusbakterien*: Immuneserum von *Lupinus angustifolius*-Bakterien

agglutiniert neben diesen Bakterien in gleichem Maße die von *L. luteus*, *perennis* und *Ornithopus sativus*, nicht aber die Arten unter 2 bis 6.

2. *Trifolium*-bakterien: *Trifolium pratense*, *incarnatum*, *repens* und *hybridum*; das Immunserum von *Trifolium pratense* bleibt ohne Einfluß auf die Arten 1, 3 bis 6.

3. *Medicago*-bakterien: *Medicago sativa*, *lupulina*, *Melilotus albus*, *Trigonella foenum graecum*. Das Immunserum der erstgenannten Art ist ohne Einfluß auf die Arten 1, 2, 4 bis 6.

4. *Pisum*-bakterien: *Pisum sativum*, *Vicia sativa*; das Immunserum von *Pisum* ist unwirksam gegenüber den Arten 1 bis 3, 5 und 6.

5. *Faba*-bakterien: nur *Vicia faba*, deren Immunserum ohne Wirkung auf die anderen Arten (1 bis 4, 6) ist.

6. *Phaseolus*-bakterien: *Phaseolus vulgaris*, deren Immunserum ohne Einwirkung ist auf die Arten 1 bis 5.

In einzelnen Fällen wurde auch die Infektionsmöglichkeit geprüft: sie erwies sich als im Einklang stehend mit dem Ausfall der Agglutinationsprobe.

Von Interesse ist es, daß die Verff. mit ihrer Methode auch frei aus dem Boden gewonnene Kulturen von Bakterien, deren Aussehen bereits Knöllchenbakterienkolonien glich, geprüft haben mit dem Ergebnis, daß ein Teil von ihnen (4 von 7 aus Erbsenboden, 3 von 5 aus Bohnenboden isolierten) sich nach der Agglutinationsmethode als Erbsen- bzw. Bohnenbakterien erkennen ließ. Leider scheint ein Infektionsversuch mit diesen Stämmen nicht gemacht zu sein, was zur Sicherung der Diagnose jedenfalls erwünscht gewesen wäre.

Zwischen *Azotobacter chroococcum* und *Bacillus radicicola* ließ sich, wie zu erwarten, auf serodiagnostischem Wege keinerlei verwandtschaftliche Beziehung feststellen.

Leider fehlt der wohl als vorläufige Mitteilung aufzufassenden Arbeit, in der nur die mit Knöllchenbakterien von *Vicia sativa*, *faba*, *Pisum sativum* und *Phaseolus vulgaris* angestellten Untersuchungen eingehend geschildert werden, das Verzeichnis der angezogenen Literatur, die im Text nur durch die Namen der Autoren angedeutet ist. Wahrscheinlich holt die ausführliche Arbeit das nach. Nicht beistimmen kann Ref. den Verff., wenn sie dem serodiagnostischen Unterscheidungsverfahren den Vorzug vor der Unterscheidung nach den Ergebnissen des Infektionsversuches und besonders den morphologischen und kulturellen Eigenschaften zu geben scheinen. Die Serodiagnostik erscheint ihm als ein wertvolles Hilfsmittel nur da, wo die Unterscheidung nach morphologischen und entwicklungsgeschichtlichen Merkmalen nicht möglich ist.

Behrens.





## Neue Literatur.

## Allgemeines.

- Bavink, B.**, Ergebnisse und Probleme der Naturwissenschaft. Eine Einführung in die moderne Naturphilosophie. Zweite, neubearb. Aufl. Leipzig. 1921. Mit 65 Abb.
- Strassen, O.** zur, s. unter Fortpflanzung und Vererbung.
- Ward, H. B.**, and **Whipple, G. C.**, Fresh water biology. New York and London. 1918. XII + 1111 S., 1547 Fig.

## Zelle.

- Grafe, V.**, s. unter Physiologie.
- Lundegårdh, H.**, Zelle und Cytoplasma (Linsbauer, K., Handbuch der Pflanzen-anatomie, Bd. I). Lief. 1. Berlin. 1921.
- Nachtsheim, H.**, s. unter Fortpflanzung und Vererbung.
- Renner, O.**, s. unter Fortpflanzung und Vererbung.
- Warburg, O.**, s. unter Physiologie.

## Gewebe.

- Pfeiffer, H.**, Der heutige Stand unserer Kenntnisse von den Kegelzellen der Cyperaceen. (Ber. d. d. bot. Ges. 1921. 39, 353—364.)
- Schilling, E.**, Über die lokalen Anschwellungen der Bastfasern. (Vorläufige Mit-  
teilung.) (1 Abb. i. Text.) (Ebenda. 379—383.)

## Morphologie.

- Pilger, R.**, Über Verzweigung und Blütenstandsbildung bei den Holzgewächsen. (Bibliotheca. Bot. 1922. H. 90. 38 S. 36 Abb.)

## Physiologie.

- Boas, F.**, und **Merkenschlager, F.**, s. unter Teratologie und Pflanzenkrankheiten.
- Cholodny, N.**, Über den Einfluß der Metallionen auf die Reizerscheinungen bei den Pflanzen. Kiew. 1918. 133 S.
- Densch, s.** unter Angewandte Botanik.
- Erhard, H.**, Kritik von J. Loeb's Tropismenlehre auf Grund fremder und eigener Versuche. (Zool. Jahrb. 1922. 39, 1—64.)
- Fritsch, F. E.**, s. unter Algen.
- Grafe, V.**, Chemie der Pflanzenzelle. Berlin. 1922. VIII + 420 S.
- Knudson, L.**, Nonsymbiotic Germination of Orchid Seeds. (Bot. Gazette. 1922. 43, 1—25. 3 Fig.)
- König, J.**, **Hasenbäumer, J.** und **Kröger, E.**, s. unter Angewandte Botanik.
- Kojima, H.**, Serological relationships between Gymnosperms and Dicotyledons. (The Botanical Magazine. 1921. 95, 247—260. Jap. m. engl. Zusammenf.)
- Košanin, N.**, Die Bewegungen der Blüten und Fruchtsiele bei Cyclamen-Arten. (Glas. Srpske Kralj. Akad. 1921. 95, 98—190. 1 Taf.)
- Lemmermann, O.**, und **Fresenius, L.**, s. unter Angewandte Botanik.
- Liesegang, R.**, Beiträge zu einer Kolloidchemie des Lebens. (Biolog. Diffusionen.) Zweite, vollk. umgearb. Aufl. Dresden und Leipzig. 1922. 39 S. 3 Fig.
- Merl, Ed.**, s. unter Ökologie.
- Ringel-Suessenguth, M.**, Über Ruheorgane bei einigen Wasserpflanzen und Lebermoosen. (Flora. 1922. N. F. 15, 27—58.)
- Ruhland, W.**, s. unter Technik.
- Warburg, O.**, Physikalische Chemie der Zellatmung. (Festschr. d. Kaiser Wilhelms Ges. A. Berlin. 1921.)

- Weevers, Th., De Beteekenis der Kolloïdchemie voor de Plantenphysiologie. Haag 1921. 36 S.  
Will, H., s. unter Pilze.

## Fortpflanzung und Vererbung.

- Bauch, R., s. unter Pilze.  
Buchner, P., s. unter Bakterien.  
Denny, F. E., s. unter Technik.  
Erdmann, Rh., Art und Artbildung bei Protisten. (Versammlungsber. d. deutschen Ges. f. Vererbungswissensch. — Zeitschr. f. induct. Abstammgs.- u. Vererb.-Lehre. 1921/22. 27, 242—243.)  
Ernst, A., Artkreuzungen in der Gattung Primula. (Ebenda. 233—235.)  
Fritsch, F. E., s. unter Algen.  
Laibach, F., Über Heterostylie bei Linum. (Versammlungsber. d. deutschen Ges. f. Vererbungswissensch. — Zeitschr. f. induct. Abstammgs.- u. Vererb.-Lehre. 1921/22. 27, 245—247.)  
Lehmann, E., Über Epilobienbastarde. (Ebenda. 237—238.)  
—, Über die Selbststerilität von Veronica syriaca II. (Zeitschr. f. induct. Abstammgs.- u. Vererb.-Lehre. 1921/22. 27, 161—177.)  
Nachtsheim, H., Kern und Plasma in ihrer Bedeutung für die Vererbung. (Versammlungsber. d. deutschen Ges. f. Vererbungswissensch. — Ebenda. 249—251.)  
Renner, O., Eiplasma und Pollenschlauchplasma als Vererbungsträger bei den Önotheren. (Ebenda. 235—237.)  
Schiemann, E., s. unter Angiospermen.  
Schürhoff, P. N., s. unter Angiospermen.  
Strassen, O. zur, Die Bedeutung der Zweigeschlechtigkeit. (Versammlungsber. d. deutschen Ges. f. Vererbungswissensch. — Zeitschr. f. induct. Abstammgs.- u. Vererb.-Lehre. 1921/22. 27, 258—259.)  
Toeniessen, E., Über die Entstehung erblicher Eigenschaften durch cytoplasmatische Induktion. (Ebenda. 247—249.)  
Uphof, J. C. Th., Die Farbenfaktoren von Eschscholtzia mexicana Greene. (Zeitschr. f. induct. Abstammgs.- u. Vererb.-Lehre. 1921/22. 27, 227—229.)  
Winkler, H., Über die Entstehung von genotypischer Verschiedenheit innerhalb einer reinen Linie. (Versammlungsber. d. deutschen Ges. f. Vererbungswissensch. — Zeitschr. f. induct. Abstammgs.- u. Vererb.-Lehre. 1921/22. 27, 244—245.)  
Wóycicki, Z., Développement des anthères et formation des grains de pollen chez l'hybride stérile de Nicotiana atropurpurea Hort  $\times$  Nicotiana silvestris Speng et Comes. (Arch. soc. scient. Varsoviensis. 1921. 1, 1—63. Tab. I—XI.)

## Ökologie.

- Blumer, S., s. unter Pilze.  
Buchheim, A., s. unter Pilze.  
Ernst, A., s. unter Fortpflanzung und Vererbung.  
Hallermeier, M., Ist das Hangen der Blüten eine Schutz Einrichtung? (Flora. 1922. N. F. 15, 75—101.)  
Heinricher, H., s. unter Technik.  
Laibach, F., s. unter Fortpflanzung und Vererbung.  
Merl, Ed., Biologische Studien über die Utriculariablase. (Flora. 1922. N. F. 15, 59—74.)  
Nakano, H., Ökologische Untersuchungen der Schwimmiseln in Japan. (Journ. of the college of science, imp. Univ. of Tokyo. 1921. 42, 3. 57 S. 21 Textfig.)  
Ringel-Suessenguth, M., s. unter Physiologie.

## Cyanophyceen.

- Geitler, L., Versuch einer Lösung des Heterocysten-Problems. (Sitzgsber. Ak. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. Abt. I. 1921. 130, 223—245.)

- Oye, P. van, Beitrag zur Myxophyceen-Flora von Java. (Hedwigia. 1921. **63**, 174—197.)

### Algen.

- Fritsch, F. E., The Moisture Relations of Terrestrial Algae. I. Some General Observations and Experiments. (Ann. of Bot. 1922. **36**, 1—20. 4 Textfig.)  
 —, Thalassiophyta and the Algal Ancestry of the Higher Plants. (New Phytologist. 1921. **20**, 165—178.)  
 Hartmann, M., Ergebnisse und Probleme der Protistenkunde. (Festschr. d. Kaiser Wilhelms Ges. A. Berlin. 1921.)  
 Karsten, G., s. unter Technik.  
 Pringsheim, E. G., s. unter Technik.  
 Sauvageau, C., Sur la gélose de quelques Algues Floridées. (Bull. de la Station biologique d'Arcachon. 1921. **18**, 113 S.)  
 —, A propos des Cystoseira de Banyuls et de Guéthary. Supplément 1. (Ebenda. 1920. **17**, 52 S.)  
 Ward, H. B., and Whipple, G. C., s. unter Allgemeines.

### Bakterien.

- Buchner, P., Rassen- und Bakteroidenbildung bei Hemipterensymbionten. (Biol. Zentralbl. 1922. **42**, 38—46.)  
 Heller, H., Classification of the Anaerobic Bacteria. (Bot. Gazette. 1922. **73**, 70—89.)  
 Toeniessen, E., s. unter Fortpflanzung und Vererbung.

### Pilze.

- Arthur, J. C., Uredinales Collected by R. Thaxter and J. B. Rorer in Trinidad. (Bot. Gazette. 1922. **73**, 58—69. 4 Fig.)  
 Bauch, R., Kopulationsbedingungen und sekundäre Geschlechtsmerkmale bei Ustilago violacea. (Biol. Zentralbl. 1922. **42**, 9—38.)  
 Beauverie, J., Les périthèces du »blanc du chêne«: Microsphaera et Phyllactinia. (Ann. de la Soc. bot. d. Lyon. 1920/21. **41**, 2, 30—35.)  
 Blumer, S., Beiträge zur Spezialisierung der Erysiphe horridula Lév. auf Boraginaceen. (Centralbl. f. Bakt. 1921/22. Abt. II. **55**, 480—506. 5 Textfig.)  
 Buchheim, A., Zur Biologie von Uromyces Pisi (Pers.) Winter. (Ebenda. 507—515.)  
 Oudemans, C. A. J. A., Enumeratio systematica Fungorum. Vol. III. Haag. 1921. XVI + 1313 S.  
 Petrak, F., Beiträge zur Pilzflora von Mähren und Österr.-Schlesien. V. (Ann. Mycologici. 1921. **19**, 273—295.)  
 Pringsheim, E. G., s. unter Technik.  
 Reichert, L., Die Pilzflora Ägyptens. (Bot. Jahrb. f. Syst. usw. 1921. **56**, 598—723.)  
 Schenck, E., Die Fruchtkörperbildung bei einigen Bolbitius- und Coprinus-Arten. (Dissert.) Heidelberg. 1920. 64 S. 4 Taf.  
 Schußnig, B., Ein Beitrag zur Kenntnis der Cytologie von Tuber aestivum Vitt. (Sitzgsber. d. Akad. d. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. Abt. I. 1921. Heft 4/5. **130**, 117—136. 1 Taf., 3 Textfig.)  
 Toeniessen, E., s. unter Fortpflanzung und Vererbung.  
 Will, H., Die Grenztemperaturen für die Vermehrungs- und Lebensfähigkeit der Saccharomyceten und die bei diesen auftretenden Zellformen und Zellgrößen als diagnostisches Merkmal. (Centralbl. f. Bakt. 1921/22. Abt. II. **55**, 465—480.)

### Gymnospermen.

- Kojima, H., s. unter Physiologie.



## Angiospermen.

- Handel-Mazzetti, H.**, *Plantae novae Sinenses, diagnosis brevibus descriptae* (14. Fortsetzung). (Anzeiger d. Akad. d. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., Sitzung vom 15. Dezember 1921. 9 S.)
- Hooker, J. D., and Jackson, B. D.**, *Index Kewensis plantarum phanerogamarum. Supplementum V, nomina et synonyma omnium generum et specierum ab initio anni 1911 usque ad finem anni 1915 complectens.* Oxford. 1921. 4<sup>o</sup>.
- Kojima, H.**, s. unter Physiologie.
- Kronfeld, E. M.**, *Die Zauberhasel.* (Mitt. d. Deutsch. Dendrolog. Ges. 1921. Nr. 31. 249—271. 2 Abb.)
- Schiemann, E.**, *Die Phylogenie der Getreide.* (Die Naturw. 1922. 10, 133—140.)
- Schürhoff, P. N.**, *Die Entwicklungsgeschichte von Ilex aquifolium.* (Ber. d. d. bot. Ges. 1921. 39, 377—379.)

## Pflanzengeographie und Floristik.

- Berndl, R.**, *Das Pflanzenleben des Hochgebirges.* Leipzig. 1921.
- Bews, J. W.**, *An introduction to the flora of Natal and Zululand.* Pietermaritzburg. 1921.
- Braun-Blanquet, J.**, *Prinzipien einer Systematik der Pflanzengesellschaften auf floristischer Grundlage.* (Jahrb. d. St. Gallischen Naturwissensch. Ges. 1920/21. 57, II, 305—351.)
- Conwentz, H.**, *Über zwei subfossile Eibenhorste bei Christiansholm, Kreis Rendsburg.* (Ber. d. d. bot. Ges. 1921. 39, 384—390.)
- Harvey, Le Roy, H.**, *Yellow-White Pine Formation at Little Manistee, Michigan.* (Bot. Gazette. 1922. 73, 26—43. 6 Fig.)
- Heß, E.**, *Das Oberhasli. Pflanzengeographische und waldgeschichtliche Studien. I. Teil. Die pflanzengeographischen Verhältnisse des Oberhasli. (Erhebungen über die Verbreitung der wildwachsenden Holzarten in der Schweiz. Lieferung 4: Forstbotanische Monographie des Oberhasli von Interlaken bis zur Grimsel.)* Bern. 1921. 92 S. 6 Textabb., 3 Lichtdrucktaf.
- Wangerin, W.**, *Beobachtungen über die Entwicklung der Vegetation in Dünen-tälern. I u. II.* (Ber. d. d. bot. Ges. 1921. 39, 365—377.)

## Palaeophytologie.

- Conwentz, H.**, s. unter Pflanzengeographie.
- Fischer, F., und Schade, H.**, s. unter Angewandte Botanik.
- Höfer-Heimhalt, H.**, s. unter Angewandte Botanik.

## Teratologie und Pflanzenkrankheiten.

- Boas, F., und Merckenschlager, F.**, *Versuche über die Anwendung kolloid-chemischer Methoden in der Pflanzenpathologie.* (Centralbl. f. Bakt. 1921. 55, 508. 3 Textfig.)

## Angewandte Botanik.

- Beckmann, E.**, *Die Veredlung von Getreidestroh und Lupinen zu hochwertigen Nahrungsmitteln.* (Festschr. d. Kaiser Wilhelms Ges. Berlin. 1921.)
- Densch, Zur Kohlensäurefrage.** (Zeitschr. f. Pflanzenernährg. u. Düngg. Teil A. 1922. 1, 33—39.)
- Fischer, F., und Schade, H.**, *Die bisherige Anschauung über die Konstitution der Kohle. Eine neue Hypothese über die Abstammung und die chemische Struktur der Kohle.* (Festschr. d. Kaiser Wilhelms Ges. Berlin. 1921.)
- Fruwirth, C.**, *Handbuch der landwirtschaftlichen Pflanzenzüchtung. Bd. 2: Die Züchtung von Mais, Futterrübe und anderen Rüben, Ölpflanzen und Gräsern. Vierte, umgearb. Aufl.* Berlin. 1921. 274 S. 56 Textabb.
- Höfer-Heimhalt, H.**, *Die Entstehung des Torfes und der Kohle.* (Die Naturw. 1922. 10, 113—116.)

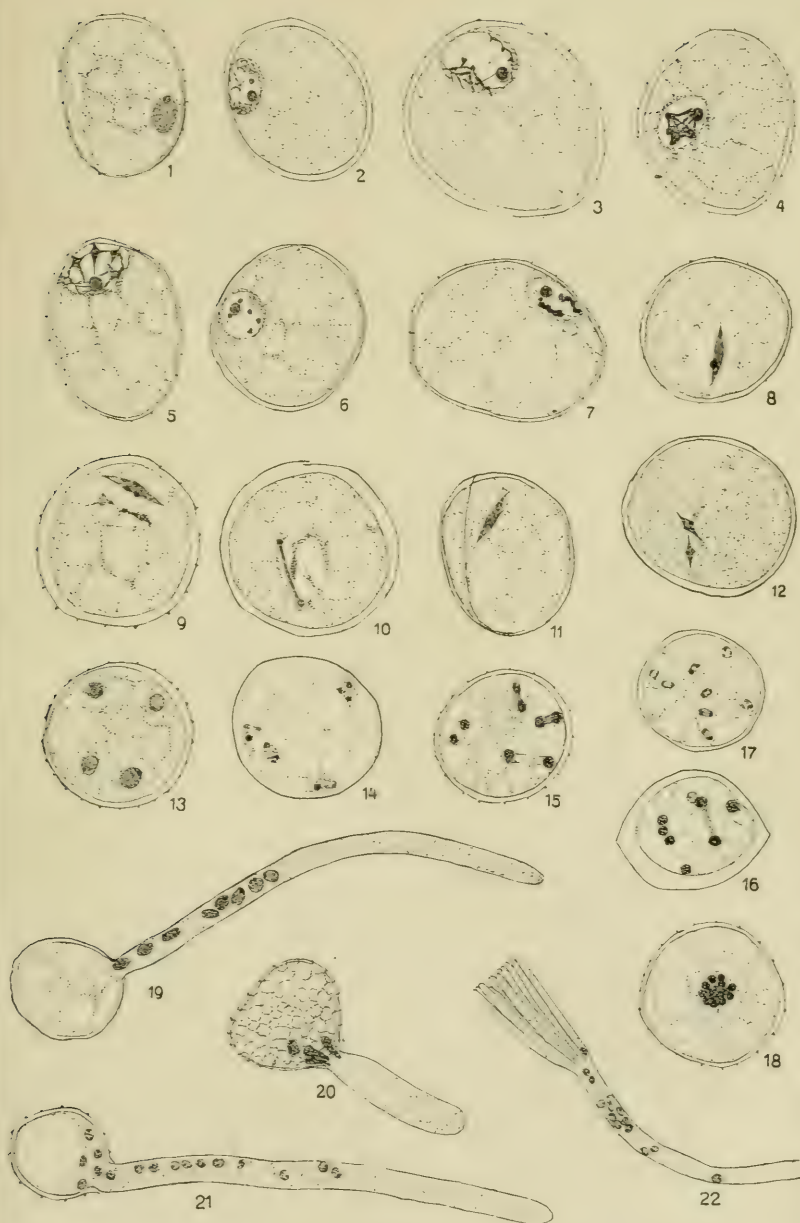
- König, J., Hasenbäumer, J. und Kröger, E.**, Einflüsse auf die Bildung der Bodensäure. (Zeitschr. f. Pflanzenernährg. u. Düngg. Teil A. 1922. 1, 3—12.)  
**Lemmermann, O. und Fresenius, L.**, Untersuchungen über die Azidität der Böden und ihre Wirkung auf keimende Pflanzen. (Ebenda. 12—32.)

### Technik.

- Abderhalden, F.**, Handbuch d. Biol. Arbeitsmethoden. Abt. 11: Methoden zur Erforschung d. Leistungen d. Pflanzenorganismus, T. 1: Allg. Meth. H. 1 u. 2.  
**Koernicke, M.**, Mikroskopische Technik. 1—66.  
**Diels, L.**, Die Methoden d. Phytographie u. d. Systematik d. Pflanzen. 67—169.  
**Karsten, G.**, Methoden der Pflanzengeographie. 309—324.  
 —, Methoden der experimentellen Pflanzenmorphologie. 325—386.  
 T. 2: Spez. Methoden, H. 2:  
**Ruhland, W.**, Vitalfärbung bei Pflanzen. 187—210.  
**Mitscherlich, E. A.**, Methodik d. Versuche in Vegetationsgefäßen u. auf d. Versuchsfeldern. 211—236.  
**Heinricher, E.**, Methoden d. Aufzucht u. Kultur d. parasit. Samenpflanzen. 237—350.  
**Karsten, G.**, Methoden u. Ziele d. Gewächshauskulturen. 351—362.  
 —, Das Phytoplankton u. Kulturversuche an einigen s. Vertreter. 363—376.  
**Pringsheim, E. G.**, Algenkultur. — Pilzkultur. 377—444.  
**Becher, S.**, Untersuchungen über Echtfärbung der Zellkerne mit künstlichen Beizenfarbstoffen und die Theorie des histologischen Färbeprozesses mit gelösten Lacken. Berlin. 1921. XIX + 318 S.  
**Denny, F. E.**, Formulas for Calculating Number of Fruits Required for Adequate Sample for Analysis. (Bot. Gazette. 1922. 73, 44—57.)  
**Ehringhaus, A.**, Das Mikroskop, seine wissenschaftlichen Grundlagen und seine Anwendung. (Natur u. Geisteswelt. 1921. 678, 121.)  
**Franz, V. und Schneider, H.**, Einführung in die Mikrotechnik. (Ebenda. 1922. 765, 120 S. 18 Abb.)

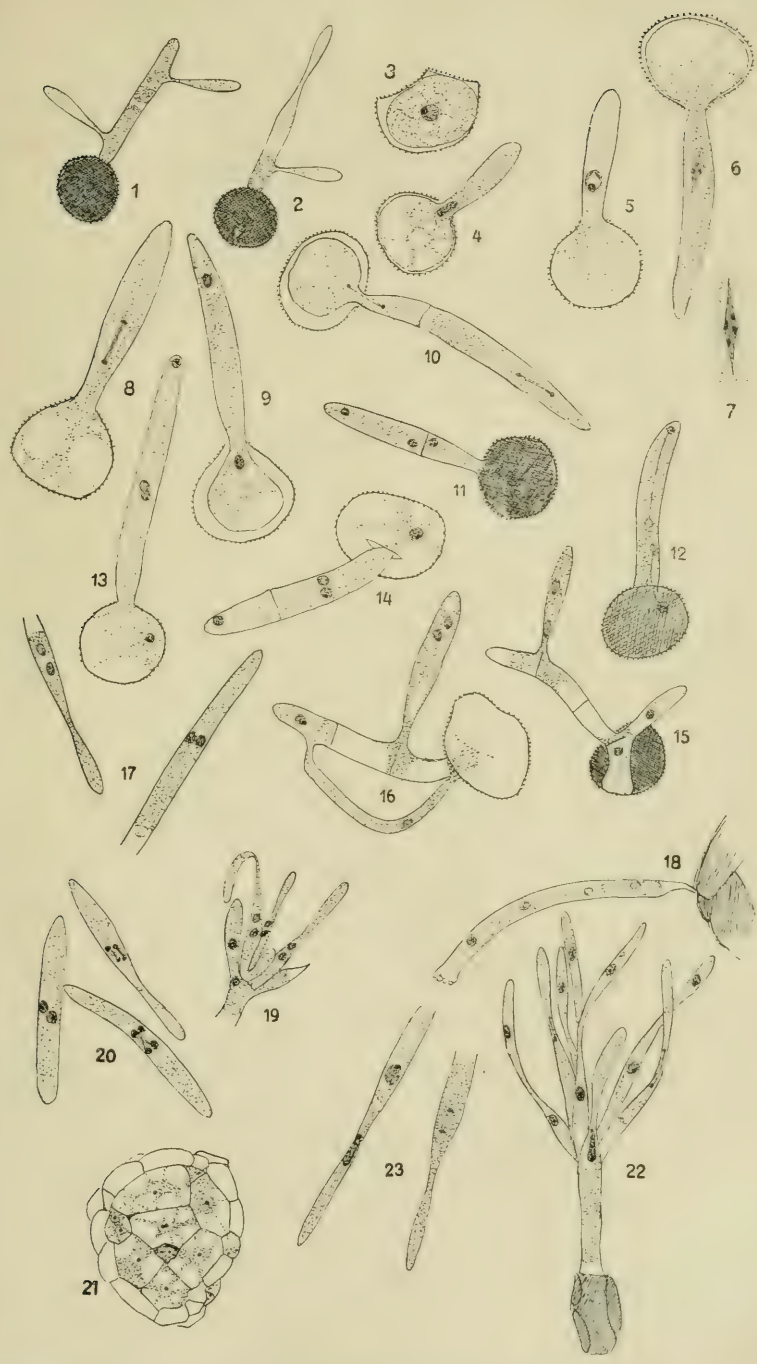
### Personalmeldungen.

Prof. W. Ruhland-Tübingen scheidet am 1. April 1922 als Nachfolger F. Czapeks nach Leipzig über. — Prof. P. Claußen-Erlangen hat einen Ruf als o. Prof. der Botanik nach Marburg, Prof. H. Sierp-Tübingen einen solchen als a. o. Prof. nach Halle angenommen. — Dr. Max Hirmer, Assistent am botanischen Laboratorium der Universität, Dr. Karl Suessenguth, Assistent am pflanzenphysiologischen Institut des Staates, haben sich in München für Botanik habilitiert. — Der a. o. Professor Dr. Ernst Lehmann in Tübingen wurde dort zum o. Professor (Nachf. W. Ruhlands) berufen. — Am 7. Febr. 1922 verstarb in Halle Prof. August Schulz. — Dr. Peter Stark in Leipzig wurde zum a. o. Professor für Forstbotanik an der Universität Freiburg ernannt.













# Publications scientifiques de l'association internationale des botanistes.

## I.

### Résultats scientifiques du Congrès international de Botanique.

Vienne 1905. (Wissenschaftliche Ergebnisse des internationalen botanischen Kongresses. Wien 1905.) Herausgegeben im Namen des Organisationskomitees für den Kongreß von **R. von Wettstein** und **J. Wiesner** als Präsidenten und **A. Zahlbruckner** als Generalsekretär. Redigiert von **J. P. Lotsy**, Generalsekretär der Ass. int. des Bot. Mit 58 Abbildungen im Text, 3 lithogr. Tafeln und 1 Karte. VI. 446 S. Lex. 8° 1906 Mk 120.—

Inhalt der Vorträge: **I. Hypothesen, Voraussetzungen, Probleme in der Biologie.** Von J. Reinke. — **II. Die Entwicklung der Flora Europas seit der Tertiärzeit:** 1. Die Entwicklung Europas seit der Tertiärzeit. Von A. Penck. Mit 1 Karte. — 2. Grundzüge der Entwicklung der Flora Europas seit der Tertiärzeit. Von A. Engler. — 3. Die Entwicklungsgeschichte der skandinavischen Flora. Von G. Andersson. Mit 30 Abbild. — 4. Die Geschichte der Pflanzenwelt des norddeutschen Tieflandes seit der Tertiärzeit. Von C. A. Weber. — 5. Entwicklung der Flora des mitteldeutschen Gebirgs- und Hügellandes. Von O. Drude. — 6. Le développement des flores dans les Alpes occidentales, avec aperçu sur les Alpes en général. Von J. Briquet. Mit 8 Abbildungen. — Ueber die Bedeutung der Karstflora in der Entwicklung der Flora der Ostalpen. Von G. Beck Ritter v. Mannagetta.

**III. Der gegenwärtige Stand der Lehre von der Kohlensäure-assimilation:** 1. Zur Lehre von der Kohlensäureassimilation im Chlorophyllkorn. Von H. Molisch. — Ueber Assimilation der Kohlensäure durch chlorophyllfreie Organismen. Von F. Hueppe. — 3. Die Kohlensäureassimilation vom Standpunkt des Metabolismus. Von M. Kassowitz.

**IV. Die Regeneration:** 1. Allgemeine Regenerationsprobleme. Von K. Goebel. — 2. Regeneration von Wurzeln und Stämmen infolge traumatischer Einwirkungen. Von G. Lopriore. Mit 2 Tafeln.

**V. Ueber die wichtigsten neueren Ergebnisse der Phytopaläontologie:** The Fern-like seed-plants of the carboniferous flora. Von D. H. Scott. With 17 fig.

**VI. Vorträge über verschiedene Themen:** 1. Ueber den Einfluß der Cytologie auf die Systematik. Von J. P. Lotsy. — 2. Un institut botanique sous les tropiques. Von (B. P.) G. Hochreutiner. — 3. Ueber Bildung neuer Formen durch Kreuzung. Von E. Tschermak. — 4. Eine auf die Struktur und Entwicklungsgeschichte begründete Klassifikation der Eudineen. Von J. C. Arthur. — 5. Sur le développement du Botrytis cinerea. Von Gy. de Istvánffy. — 6. Sur la flore algologique d'eau douce de Bulgarie. Von St. Petkoff. Mit 1 Abbild. — 7. Zur Genesis der afrikanischen Flora. Von J. Palacýk. — 8. Ueber regulatorische Vorgänge im Pflanzenkörper in ihrer Bedeutung für die Pflanzenzüchtung. Von F. Schindler. — 9. Die südrussischen Steppen. Von G. J. Tanfiljew. Mit 2 Abbild. — 10. Ueber die Schübelerschen Anschauungen in betreff der Veränderungen der Pflanzen in nördlichen Breiten. Von N. Wille. — 11. Beitrag zur Kenntnis der pflanzengeographischen Stellung und Gliederung der Balkanhalbinsel. Von L. Adamović. — 12. Ueber die Vielkernigkeit der Pollenkörner und Pollenschläuche von *Arcaearia Bidwillii* Hook. Von G. Lopriore. Mit 1 Tafel. — 13. Die Methode der speziellen pflanzengeographischen Kartographie. Von O. Drude. — Register.

## Verhandlungen des internationalen botanischen Kongresses in Wien 1905.

[Actes du Congrès international de Botanique, tenu à Vienne (Autriche) 1905.] Herausgegeben im Namen des Organisationskomitees für den Kongreß von **R. v. Wettstein** und **J. Wiesner** als Präsidenten und **A. Zahlbruckner** als Generalsekretär. Redigiert von J. Briquet (Genf), A. Ginzberger (Wien), V. Schiffner (Wien), Th. v. Weinzierl (Wien), R. v. Wettstein (Wien) und A. Zahlbruckner (Wien). VI, 262 S. Lex. 8° 1906 Mk 75.—

Die erste Veröffentlichung enthält den Wortlaut der während des Kongresses gehaltenen wissenschaftlichen Vorträge, und zwar in jener Sprache, in welcher sie gehalten wurden.

Die Berichterstattung über den äußeren Verlauf des Kongresses, über die mit demselben verbunden gewesenen Veranstaltungen und insbesondere über den Verlauf und die Ergebnisse der Nomenklaturverhandlungen ist in der 2. Veröffentlichung enthalten.

Die Nomenklatur ist als III. Veröffentlichung auch in besonderer Ausgabe erschienen (1. Aufl. 1906, 2. Aufl. 1912).

## III.

## Règles internationales de la Nomenclature botanique adoptées par

le Congrès international de Botanique de Vienne 1905. Deuxième édition mise au point d'après les décisions du Congrès international de botanique de Bruxelles 1910. Publiée au nom de la commission de rédaction du Congrès. Par John Briquet, Rapporteur, général. (**International Rules of botanical Nomenclature**. Adopted by the International botanical Congresses of Vienna 1905 and Brussels 1910. **Internationale Regeln der botanischen Nomenklatur**. Angenommen von den internationalen Botanischen Kongressen zu Wien 1905 und Brüssel 1910.) VIII, 110 S. Lex. 8° 1912 Mk 24.—

Table des Matières: Avant-propos. — 1. Concordance des Lois de la Nomenclature botanique de 1867 et des Règles et Récommandations de 1905 avec supplément de 1910. — 2. Règles internationales de la Nomenclature botanique. — 3. International rules of botanical Nomenclature. — 4. Internationale Regeln der botanischen Nomenklatur. — 5. Index nom num utique conservandorum secundum articulum vicesimu regularum nomenclaturae botanicae internationalium. Algae, Pteridophyta et Phanerogamae (Siphonogamae). — 6. Index analytique.

— — Dasselbe. Erste Ausgabe. (Kongreß zu Wien 1905.) 99 S. Lex. 8° 1906 Mk 15.—

## Botanische Mitteilungen aus den Tropen. Herausgegeben von Dr. **A. F. W. Schimper**, weil. Prof. der Botanik an der Universität Bonn. 9 Hefte. 1888—1901. Lex.-Form.

Heft 1: **Die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen im tropischen Amerika**. Von A. F. W. Schimper. Mit 3 Taf. 97 S. 1888 Mk 27.—

Heft 2: **Die epiphytische Vegetation Amerikas**. Von A. F. W. Schimper. Mit 6 Tafeln. VIII, 162 S. 1888 Mk 45.—

Heft 3: **Die indo-malayische Strandflora**. Von A. F. W. Schimper. Mit 7 Abbild. im Text, 1 Karte u. 7 Tafeln. XII, 204 S. 1891 (vergriffen).

Heft 4 u. 5: **Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen, im besonderen der in Brasilien einheimischen Arten**. Von Dr. H. Schenck, Privatdozent an der Universität Bonn.

I. Teil: Beiträge zur Biologie der Lianen. Mit 7 Tafeln. XI, 253 S. 1892 Mk 90.—

II. Teil: Beiträge zur Anatomie der Lianen. Mit 2 Abbild. im Text und 12 Tafeln. XIV, 271 S. 1893 Mk 120.—

Heft 6: **Die Pilzgärten einiger südamerikanischer Ameisen**. Von Alfred Möller. Mit 7 Tafeln und 4 Holzschnitten. VI, 127 S. 1893 Mk 42.—

Heft 7: **Brasilianische Pilzblumen**. Von Alfred Möller. Mit 8 Tafeln. VII, 152 S. 1895 Mk 66.—

Heft 8: **Protobasidiomyceten**. Untersuchungen aus Brasilien. Von Alfred Möller. Mit 6 Tafeln. XIV, 179 S. 1895 Mk 60.—

Heft 9: **Phycomyceten und Ascomyceten**. Untersuchungen aus Brasilien. Von Alfred Möller. Mit 2 Abbild. im Text u. 11 Taf. XII, 319 S. 1901 Mk 144.—

# ZEITSCHRIFT FÜR BOTANIK

HERAUSGEGEBEN

VON

HANS KNIEP UND FRIEDRICH OLTMANN

14. JAHRGANG HEFT 5

MIT 12 ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA  
VERLAG VON GUSTAV FISCHER  
1922

---

Monatlich erscheint ein Heft

---

Alle für die Zeitschrift bestimmten Sendungen (Manuskripte, Bücher usw.)  
bitten wir zu richten an  
Herrn Geh. Hofrat Prof. Dr. Oltmanns, Freiburg i. Br., Jacobistr. 23



# Inhalt des fünften Heftes.

I. Originalarbeit.		Seite
Gottfr. Huber und Fr. Nipkow, Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung von <i>Ceratium hirundinella</i> O. F. M. Mit 12 Abbildungen im Text . . . . .		337
II. Besprechungen.		
Dunn, Grace A., A study of the Development of <i>Dumontia filiformis</i> . I. The Development of the Tetraspores . . . . .		374
—, Development of <i>Dumontia filiformis</i> . II. Development of sexual plants and general discussion of results . . . . .		374
Molisch, H., Anatomie der Pflanzen . . . . .		373
Warburg, O., Die Pflanzenwelt. 3. Bd. Dikotyledonen. Myrtenartige Gewächse (Myrtales) bis Glockenblumenartige Gewächse (Campanulatae) und Monocotyledonen . . . . .		372
Weber, van Bosse Mme Dr. A., Liste des Algues du Siboga. II. Rhodo- phyceae. Première Partie. Protofloridae, Nemalionales, Cryptonemiales . . . . .		377
III. Neue Literatur . . . . .		379
IV. Personalnachricht . . . . .		384

Originalarbeiten, die den Umfang von drei Druckbogen (48 Seiten) überschreiten, können in der »Zeitschrift für Botanik« in der Regel nur dann aufgenommen werden, wenn die Verfasser für die drei Bogen überschreitende Seitenzahl die Kosten tragen. Jede lithographische Tafel wird als ein Bogen gerechnet.

---

Verlag von Gustav Fischer in Jena

---

Soeben erschienen:

## Morphologie und Biologie der Algen

Von

**Dr. Friedrich Oltmanns**

Professor der Botanik an der Universität Freiburg i. Br.

Zweite, umgearbeitete Auflage

Erster Band

**Chrysophyceae — Chlorophyceae**

Mit 287 Abbildungen im Text.

VI, 459 S. gr. 8<sup>o</sup> 1922

Mk 100.—, geb. Mk 130.—

Mit dem vorliegenden ersten Band erscheint das seit längerer Zeit vergriffene Buch über die Algen in zweiter, völlig umgearbeiteter Auflage. Aus praktischen Gründen wird das Werk diesmal in drei Bänden, die in rascher Folge erscheinen werden, herausgegeben. Der erste Band enthält die Flagellaten im weitesten Sinne und das, was sich unmittelbar an sie anschließt, wie auch die grünen Algen. Der zweite Band soll Phaeophyceen und Rhodophyceen bringen, der dritte Band wird die allgemeinen Fragen behandeln.

Was in den letzten Jahrzehnten an Erkenntnis über die niedersten Algen und über die Flagellaten gewonnen wurde, ist in der neuen Auflage berücksichtigt. Im übrigen sind die Grundsätze, nach denen gehandelt wurde, im wesentlichen dieselben geblieben. Die Literatur aus den Kriegsjahren konnte so gut wie vollständig berücksichtigt werden. So wird auch diese von allgemeinen Gesichtspunkten ausgehende Bearbeitung der ganzen Algengruppe in ihrer neuen Auflage für Botaniker und Zoologen unentbehrlich sein.

Experimentelle Untersuchungen  
über die  
Entwicklung von *Ceratium hirundinella* O. F. M.

Von  
Gottfr. Huber und Fr. Nipkow.

Mit 12 Abbildungen im Text.

---

Einleitung.

Die beiden Verff. haben sich in Verfolgung ihrer speziellen Studien zu der vorliegenden gemeinsamen Arbeit zusammengefunden, weil jeder hoffte, durch die Beobachtung der Keimungsvorgänge an der Ceratiencyste für sein eigenes Forschungsgebiet den erwarteten Aufschluß über bestimmte Fragen zu erhalten. So hat G. Huber<sup>1</sup> durch das Studium der Formanomalien bei *Ceratium hirundinella* O.F.M. morphologische und biologische Fragen angeschnitten, die nur durch Beobachtung der bis anhin noch durchaus lückenhaft bekannten Keimungsvorgänge der Ceratiencyste, sowie durch experimentelle Untersuchungen an keimenden Cysten eine Lösung erwarten ließen. Nipkow<sup>2</sup> hat in Weiterverfolgung seiner Schlammuntersuchungen im Zürichsee sich an die Frage der Lebens- und Entwicklungsfähigkeit der in den Tiefen-Schlammproben gefundenen Dauerstadien zahlreicher Organismen herangemacht und ist bei dieser Gelegenheit auf die Ceratiencysten gestoßen, wobei es ihm mit Leichtigkeit gelang, solche Cysten zur Entwicklung zu bringen.

<sup>1</sup>) Huber, G., Formanomalien bei *Ceratium hirundinella* O. F. M. Internat. Rev. 1914.

<sup>2</sup>) Nipkow, F., Vorläuf. Mitteilungen üb. Untersuchungen d. Schlammabsatzes im Zürichsee. Zeitschr. f. Hydrologie. I. Jahrgang. Heft 1 u. 2. 1920. (Aarau.)  
Zeitschrift für Botanik. XIV. 22

Das gemeinsame und wichtigste Ziel der Untersuchung jedoch bestand in der Ausfüllung der großen Lücke, die in unserer Kenntnis über die Keimungsvorgänge an der Ceratiencyste, sowie die frühesten Entwicklungsstadien von *C. hirundinella* immer noch bestanden.

Dieses Ziel ist nun, wie im nachstehenden gezeigt werden soll, als erreicht zu betrachten.

Schon Wesenberg-Lund<sup>1</sup> hat sich 1912 mit der Keimung der Ceratiencyste beschäftigt. Indem er Bodenschlammproben einiger dänischer Seen in Glasschalen dem grellen Tageslicht aussetzte, gelang es ihm, die Keimung derselben zu veranlassen und aus den Cysten Ceratien zu gewinnen. Einzelheiten über die feineren Vorgänge bei der Keimung und über die Jugendstadien gibt er nicht, so daß wir uns lediglich mit der Feststellung der Tatsache begnügen müssen, daß er aus Cysten Ceratien gezogen hat.

Im Jahr 1915 hat G. Huber, anschließend an die Frage, ob es ein normales zweihörniges Durchgangsstadium bei *C. hirundinella* gebe<sup>2</sup>, Schlamm aus einem Weiher am Zürichberg (Triebwasserweiher) entnommen und mit Leitungswasser angestellt. Das Material erwies sich aber als recht cystenarm; wohl wurde eine Anzahl leerer Cystenhüllen gesehen und auch der Austritt des Inhaltes aus der Cyste beobachtet, die Weiterentwicklung der jüngsten Stadien konnte damals aber nicht mit genügender Sicherheit verfolgt werden.

An Hand des Nipkowschen Materials aus dem Zürichsee, das meist reichliche Cysten enthielt, gelang es uns nun außerordentlich schön, die lückenlose Entwicklung von Ceratium aus der Cyste bis zur fertigen Zelle zu verfolgen. Außerdem wurde mit den Cysten und den Jugendstadien von Ceratium eine Reihe von experimentellen Untersuchungen durchgeführt, die sehr interessante Ergebnisse zeitigten.

Wir gedenken nun in einem I. allgemein-deskriptiven Teile die normalen Keimungsvorgänge an der Ceratiencyste und die Entwicklung der Jugendstadien zur Darstellung zu

<sup>1</sup>) Wesenberg-Lund, C., Studier over de Danske Soeers Plankton. Kopenhagen. 1914.

<sup>2</sup>) loco cit. S. 29 (im Separatabdruck).



bringen, um in einem II. experimentellen Teile die Formveränderungen von *C. hirundinella* unter dem Einfluß der Temperatur, des Lichts und verschiedener Salzlösungen zu zeigen<sup>1</sup>.

## Allgemein-deskriptiver Teil.

### 1. Das Versuchsmaterial.

Als Ausgangsmaterial für die Untersuchungen dienten, wie schon erwähnt, die im geschichteten Kaltwasser-Faulschlamm des Zürichsees abgelagerten Cysten von *C. hirundinella*.

Nipkow<sup>2</sup> hat gezeigt, daß der Faulschlamm im Zürichsee in einer Tiefe von 100—140 m eine deutliche Jahresschichtung aufweist. Die einzelnen Schichten bestehen aus einer hellgrauen, Kalziumkarbonat führenden Sommer- und einer infolge Schwefeleisens geschwärzten Winterschicht (s. Abb. 1). Die Cysten liegen nun gewöhnlich am unteren Rand der schwarzen Schicht. Die von den Ceratien während und wohl auch infolge des herbstlichen Temperaturabfalles massenhaft erzeugten Cysten werden im Zürichsee zu Beginn der Herbstzirkulation abgesetzt, werden von der Wintersedimentation zugedeckt und bleiben im geschichteten Schlamm natürlich endgültig begraben. Da die Wassertemperatur in diesen Tiefen jahraus jahrein 4—5° C kaum überschreitet, dürften diese niedrigen Wärmegrade nach den Beobachtungen in der Natur und den vorgenommenen Versuchen nicht genügen, um die Cysten zum Keimen zu bringen. Mag auch die Frühlingsvollzirkulation noch bis in eine Tiefe von etwa 100 m hinabreichen, einen großen Teil der Cysten findet sie schon im Sediment vergraben. Dagegen ist es einleuchtend, daß die Cysten von seichterem Teilen des Seebodens wieder aufzusteigen, bzw. sich an Ort und Stelle zu entwickeln vermögen, wenn im März mit der Frühlingsvollzirkulation höhere Wärmegrade in diese Tiefen hinabdringen.

Die gutausgesprochene Jahresschichtung erlaubt es nun, mit völliger Sicherheit den Jahrgang, also das Alter der Cysten zu bestimmen. Nicht alle Jahresschichten enthalten an der Entnahmestelle die Ceratiencysten. Besonders zahlreich abgesetzt

<sup>1</sup>) Erscheint später.

<sup>2</sup>) Nipkow, F., loco cit. (v. S. 1.)

wurden sie im Herbst 1920, 1919 und 1916, was darauf hindeutet, daß auch die Cystenbildung und die Massenablagerung im Herbst von besonders günstigen Umständen abhängen dürfte. Anderer-

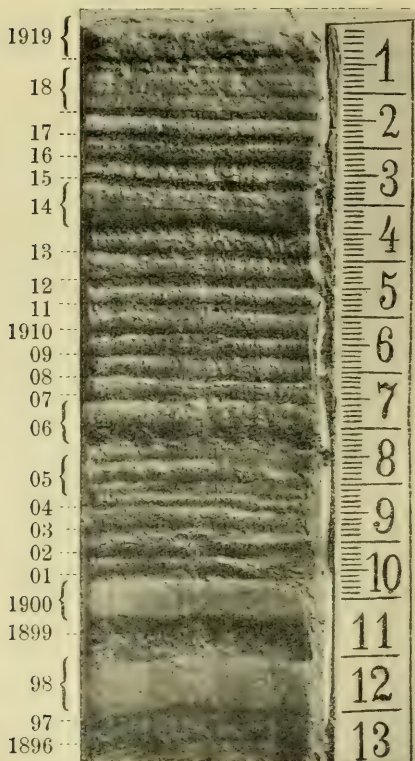


Abb. 1. Geschichteter Kaltwasserfaulschlamm aus dem Zürichsee. Schlammprofil aus 132 m Seetiefe. Schwarze Winterschicht und helle Sommerschicht bilden zusammen eine Jahreschicht. Die Jahrgänge 1918, 1900 und 1898 enthalten Sedimente, die von Ufererutschungen herrühren.

seits muß man aber angesichts derjenigen Jahreschichten, in denen keimfähige oder leere Cysten nicht oder nur in äußerst geringer Menge vorkommen, auch an die Möglichkeit denken, daß diese Dauerkeime vielleicht doch abgelagert wurden, aber durch besondere Umstände (sehr kräftige Zirkulationsströmungen) doch noch den Weg aus dem Benthos ins Limneticum gefunden haben. Ein Teil der Cysten fällt natürlich auch dem Untergang anheim.

Bei der Prüfung auf die Keimfähigkeit der Cysten der einzelnen Jahrgänge ergab sich (im Frühling 1921) die bemerkenswerte Tatsache, daß die Cysten von *C. hirundinella* aus dem Jahre 1914 — also 6 $\frac{1}{2}$ jährige Cysten — noch keimungsfähig waren. Ältere Jahrgänge hatten die Keimfähigkeit eingebüßt. Die Dauer

der Keimfähigkeit der Ceratiocysten kann also (für den Zürichsee) auf 6 $\frac{1}{2}$  Jahre festgesetzt werden.

Übertroffen wird *Ceratium* in dieser Hinsicht noch von *Peridinium cinctum*: die ältesten, noch zur Keimung

befähigten Cysten waren  $16\frac{1}{2}$  Jahre alt (aus dem Jahre 1904).

Der Kaltwasserfaulschlamm, in dem die Cysten  $6\frac{1}{2}$  bzw.  $16\frac{1}{2}$  Jahre eingehüllt lagen, erweist sich somit als ein relativ gutes Konservierungsmittel. Der Grund, weshalb die Peridiniumcysten beträchtlich länger keimfähig bleiben als die Ceratiumcysten, mag darin liegen, daß, abgesehen von besonderen Eigenschaften des Protoplasten, die Wandung der Peridiniumcysten dicker und widerstandsfähiger ist als diejenige der Ceratiumcyste.

Gut ausgebildete, keimfähige Ceratiumcysten finden sich am häufigsten in der Herbstschicht 1919, während solche z. B. im Material von 1914 nur noch selten anzutreffen sind. Es ist daher vorzugsweise die erstgenannte Schicht, welche die — somit  $1\frac{1}{2}$  jährigen — Cysten für die Untersuchung der Keimung und für weitere Experimente geliefert hat. Vergleichsweise ist auch Material vom Herbst 1920, sowie aus andern Jahrgängen herangezogen und weiter verarbeitet worden.

Die Schlammproben selbst wurden von Nipkow mit Hilfe des von ihm modifizierten Naumannschen Rohrlotes dem See Grunde entnommen und die so gewonnenen Schlammzylinder nach der von ihm loco cit. beschriebenen Methode weiterverarbeitet.

Die von uns angewandte Methode hat den grossen Vorzug, daß man das Alter des Materials stets genau bestimmen kann, und daß ein unbegrenztes, gleichwertiges Material immer zur Verfügung steht, so daß Kontrollversuche und die Fortsetzung biologischer Experimente jederzeit möglich sind.

Zur Herstellung einer Kultur wurden einige Pinzettenspitzen voll cystenreichen Schlammes aus der gewünschten, sorgfältig freipräparierten Herbstschicht entnommen und mit 50 ccm frischen Brunnenwassers (oder irgendeiner bestimmten Lösung) in einer entsprechenden Weithalsflasche geschüttelt, die Flasche mit Papier gedeckt und dann einfach im diffusen Tageslicht der Ruhe überlassen. Zur Kontrolle der Entwicklung wurde dann in bestimmten Zwischenräumen ein Teil des überliegenden Wassers zentrifugiert und mikroskopisch untersucht. Gleichzeitig damit wurde auch das Schlamm sediment auf dem



Grunde der Flasche mikroskopisch durchgesehen. Zu Kontrollzwecken wurden, wie das ja üblich ist, stets einige gleichartige Kulturen angelegt.

Die Menge einer »Pinzettenspitze voll« beträgt durchschnittlich 4 cmm. Die Zahl der Cysten in dieser Schlammmenge ist natürlich je nach der Entnahmestelle stets etwas verschieden: in älteren Jahrgängen einzelne Exemplare bis wenige Dutzend. Im Jahrgang 1919 aber waren die Cysten sehr reichlich vorhanden; da ergab die Zählung 500—600 Cysten pro Pinzettenspitze<sup>1</sup>. Vor jeder Anlegung der Kultur wurde der Schlamm zuerst auf seinen Cystengehalt hin geprüft, um über die Menge der Cysten und der zu erwartenden Ceratien, sowie über die Arten und das ungefähre gegenseitige Verhältnis der Cysten den nötigen Aufschluß zu liefern. Das Material wurde ausnahmslos im lebenden Zustande untersucht. Die mikroskopische Untersuchung geschah, wenn immer möglich, auf dem Objektträger ohne Deckglas. Da, wo es sich um sehr genaue Beobachtung bestimmter Einzelheiten, auch Messungen, handelte, wurde ein Deckglas aufgelegt. Sämtliche Zeichnungen wurden mit dem Zeichnungsapparat hergestellt, was namentlich bei sich bewegenden Formen oft recht mühsam war. Die Vergrößerung ist für sämtliche Abbildungen (mit Ausnahme eines einzigen Bildes, Fig. 8) dieselbe. Die Bilder sind also unter sich gut vergleichbar.

## 2. Die ruhende Cyste. Morphologie der Cysten.

Im Schlamme des Zürichsees lassen sich deutlich 3 Arten von Cysten unterscheiden:

1. Kuglige, 3 hörnige, kleine Cysten (ca. 50—60  $\mu$  lang und 40—45  $\mu$  breit), mit kurzen, z. T. gekrümmten Hörnern. Man kann an jeder Cyste — gemäß ihrer Entstehung — deutlich ein Vorn und Hinten, Links und Rechts, Dorsal und Ventral unter-

<sup>1</sup>) Angesichts der oben angeführten Zahlen kann man sich kaum eine richtige Vorstellung davon machen, welch ungeheure Mengen Ceratien durch dieses Begraben werden der Cysten dem See verloren gehen. Im Spätherbst muß ein förmlicher Regen von Cysten langsam zu Boden sinken, die überall da nicht mehr in den Kreislauf der Schwebewelt einzutreten vermögen, wo die Schichtung der Sedimente einsetzt, also etwa in 100—140 m Tiefe (vielleicht schon von 60—80 m ab).

scheiden. Die in unserer Abb. 2 wiedergegebenen Cysten sind sämtlich so gelagert, daß das nach oben schauende Horn, das in der Regel gerade absteht, dem Apikalhorn entspricht, und daß die beiden hintern Hörner, die hier in der Regel kurz und konvergent gekrümmt sind, den sogenannten Hinterhörnern entsprechen, und zwar entspricht das tieferstehende derselben (Abb. 2 a, b) dem Antapikal- und das höher inserierte Horn dem rechten Hinterhorn (Cysten in Rückenlage). — Die Cystenwand ist nicht auffallend dick, besitzt keine besondere Umhüllung (z. B. Gallerte) und ist im Gegensatz zu Schilling<sup>1</sup> ungeschichtet. Im Zentrum der Cyste ist ein rotbrauner Farbstoff angestaut; die Randzone der Cyste ist heller gelbbraun gefärbt. Die ganze Cyste ist von feinen Körnchen, wohl zumeist Fettkörnchen (Reservestoffe), angefüllt, die sowohl den Kern, als die Chromatophoren verdecken. Hie und da sieht man im Zentrum eine Anzahl gut begrenzter, rotbrauner, größerer Körner. In diesem Falle ist der sonst diffus verteilte rotbraune Farbstoff in diesen Körnern angestaut.

Aus diesen rundlichen, 3 hörnigen Cysten (sie sind nicht ganz kuglig, da der antero-posteriore Durchmesser etwas kleiner als der Breitendurchmesser ist) sahen wir in unseren Kulturen Ceratien hervorgehen, die zum Formenkreis der *f. gracile* (Bachmann<sup>2</sup>) gehören

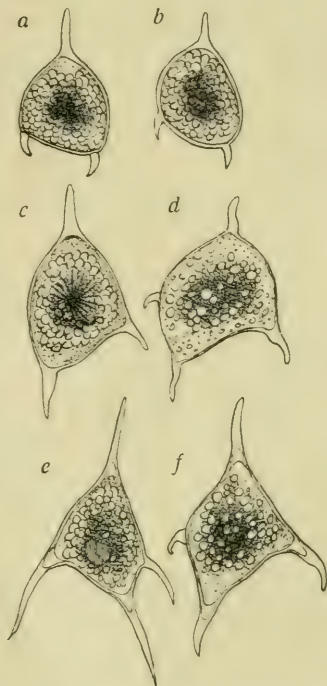


Abb. 2. Ruhende Cysten von *Ceratium hirundinella*. a und b kleine, kuglige, 3 hörn. Cysten (in Rückenlage). c und d große, 3- und 4 hörn. Cysten (in Bauchlage). e und f große, rhombische, 4 hörn. Cysten (e in Rücken-, f in Bauchlage). Man sieht den großen Gehalt an Fettkörnchen, sowie die zentrale Pigmentanhäufung, bei e auch den Kern.

<sup>1</sup>) Schilling, J. A., Die Süßwasserperidineen. I.-D. Basel. 1891.

<sup>2</sup>) Bachmann, H., Das Phytoplankton d. Süßw. Luzern. 1911.

(längere Formen, mit mehr oder weniger parallel gerichteten Hinterhörnern, schlankem Habitus und relativ geringer Breite). Wir bezeichnen diese Cysten als »gracile-Cysten«.

2. Kuglige, 3- und 4hörnige, größere Cysten: 92—100  $\mu$  lang (Hörner inbegriffen), 50—60  $\mu$  breit. Ihre Form ist häufig mehr gestreckt als bei der vorhergehenden; manchmal geht sie, besonders bei der 4hörnigen Form, auch stark in die Breite (Abb. 2d). Ihre Hörner sind relativ kurz, aber häufig etwas länger und, besonders die Hinterhörner, weniger gekrümmt als bei den gracile-Cysten. — Das Zentrum der Cyste ist auch hier diffus rot bzw. rotbraun gefärbt; darauf folgt eine farblose bis schwach bräunliche Randzone. Hie und da sind die stäbchenförmigen, strahlig angeordneten Chromatophoren im Zentrum zu sehen (2c). Der Inhalt der Cyste ist stets stark körnig, von einer beträchtlichen Zahl größerer und stark lichtbrechender Körner (Fettkügelchen) durchsetzt. Der Kern ist in der Regel nicht sichtbar. Die 4hörnige Cyste (Abb. 2d in Rückenansicht) zeigt als 4. ein kleines Hörnchen, das dem linken Hinterhorn (l. Postäquatorialhorn) entspricht.

Aus diesen größeren, rundlichen 3- bis 4hörnigen Cysten gehen Ceratien hervor, die der f. austriacum Zederbauer<sup>1</sup> entsprechen (mit breiterem Mittelkörper und etwas gespreizten Hörnern).

3. Flache, 3-, meist aber 4hörnige, rhombische Cysten. Sie sind stets länglich, eckig, die größten von allen Cysten 100—120  $\mu$  lang (+ Hörner), 80  $\mu$  breit; unterscheiden sich von allen anderen Cysten durch ihre langen, meist spitzigen, wenig gekrümmten und stark gespreizten Hörner. Ihre Färbung ist blasser als diejenige der andern Cysten. Der rotbraune Farbstoff ist auch hier wieder als diffuse Färbung auf das Zentrum beschränkt. Die Randzone ist gelblichgrün. Chromatophoren sind in der Regel nicht zu sehen. Manchmal ist der scharf begrenzte Kern sichtbar (Abb. 2e). Die in Abb. 2e wiedergegebene ist die häufigere, die in 2f dagegen die seltenere Form dieser Cystengattung.

Aus diesen Cysten entstehen Ceratien, die an die

<sup>1</sup>) Zederbauer, C., Ceratium hirund. i. d. österr. Alpenseen. Österr. bot. Zeitschr. Wien. 1904. No. 4 u. 5.



f. piburgense Zederbauer erinnern, mit ihr aber nicht völlig identisch sind. (Schlankere Form, konischer Mittelkörper und sehr starke Spreizung der Hinterhörner. Das Mittelhorn verläuft nicht in der Richtung des Vorderhorns. Diese Ceratien sind meist auch etwas kleiner als die beiden ersten Formentypen.) Wir bezeichnen diese Cysten vorderhand als »piburgense«-Cysten.

An Hand unserer Kulturen ist es nun zum erstenmal gelungen, die Cysten mit Sicherheit zu identifizieren und den Zusammenhang der Cysten mit bestimmten Ceratientypen direkt zu verfolgen.

An vereinzeltten Versuchen hiezu hat es bis anhin allerdings nicht gefehlt. So hat Brutschy<sup>1</sup> Cysten von ihm beobachteter Ceratienformen aus dem Zugersee wiedergegeben.

Die ruhende Cyste besitzt eine einfache, mittelkräftige, glatte Membran. Im Zentrum aller Cysten ist der rotbraune bis gelbbraune Farbstoff gelagert, der den Kern meist vollständig verdeckt<sup>2</sup>. Mehr wandständig liegen die farblosen, lichtbrechenden Fetttropfen. Die 3hörnigen kugeligen Cysten sind in der Regel durchweg dunkler gefärbt als die viel heller erscheinenden rhombischen, 4hörnigen Cysten. Der ganze Inhalt füllt die Cyste in der Regel bis an die Basis der Hörner prall aus; Vakuolen und ähnliches sind nicht zu sehen. Ebenso wenig ist eine Körnchenbewegung in der ruhenden Cyste bemerkbar.

### 3. Die keimende Cyste.

Schon wenige Stunden nachdem die Kultur bei 18° C Zimmertemperatur angesetzt worden ist, zeigen sich im Innern der Cyste Vorgänge, die die Keimung einleiten. Die ganze Cyste schwillt etwas an; offenbar wird die bis dahin impermeable Cystenwand (z. T. wohl infolge des Temperatureinflusses) für Wasser durchgängig, so daß solches in die Zelle eintritt. Bei 3hörnigen Cysten

<sup>1</sup>) Brutschy, A., Monograph. Studien a. Zugersee. Archiv f. Hydrobiol. u. Hydrographie. E. Schweizerbarth, Stuttgart. 1912.

<sup>2</sup>) Bütschli gibt in Bronns Klass. u. Ord. d. Tierreichs, Taf. 53, Fig. 9c, eine 4hörnige Cyste mit sehr deutlichem Nucleus wieder, was offenbar zu schematisch dargestellt ist. Das gleiche gilt auch von einigen Zeichnungen v. Steins. Lieberkühn stellt (nach Bütschli) eine deutliche Netzzeichnung, ähnlich der der gewöhnlichen Schale, auf der Cystenhülle dar; was wir nie gesehen haben.

beginnen sich die Hörner an der Basis etwas zu erweitern und mit Cysteninhalt zu füllen. Die Schwellung der ganzen Cyste und die basale Erweiterung der Hörner sind dem erhöhten Tur-

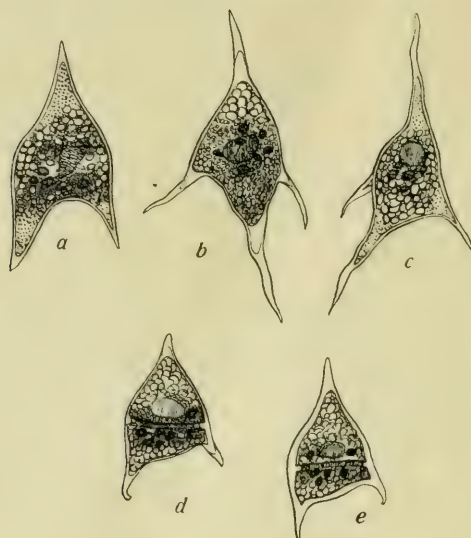


Abb. 3. Keimende Cysten.

a) Große, 3 hörnige Cyste, 44 Stunden nach Beginn der Kultur. Länge 100, Breite 48  $\mu$ . — Ganze Cyste etwas angeschwollen; Hörner an ihrer Basis etwas verbreitert, mit deutlicher Körnchenbewegung. Der fädige Kern ist sichtbar; außerdem eine Anzahl dunkler (rotbrauner) Körner in seiner Umgebung. Differenzierung des Cysteninhaltes in einen apikalen und einen antapikalen Teil, eine hellere Zone zwischen sich lassend: beginnende Querfurchenbildung.

b, c) 4 hörnige, rhombische Cysten. Kern deutlich und von rotbraunen Körnern umlagert. In c ist der Cysteninhalt auch in die Hörner gedrungen, mit deutlicher Körnchenbewegung.

d, e) Kleine, 3 hörnige Cysten. Der Inhalt zeigt eine deutliche Querfurche, sowie das Reservefett und den Kern. Die rotbraunen Körner sind mehrheitlich im hinteren Zellteil gelagert. Der Inhalt hat sich mit einer eigenen feinen Membran umgeben und von der Cystenwand retrahiert.

gor zuzuschreiben. Hand in Hand mit der Schwellung der Cyste findet nun eine langsame Differenzierung des Cysteninhaltes statt. Die gröberen Körnchen werden immer mehr gegen das Zentrum der Cyste hin verlagert, während die Hörner

blaß erscheinen und eine lebhaft bewegte feinsten Körnchen im Sinne der Brownschen Molekularbewegung in ihnen erkennen lassen. Erst einen Tag nach beginnender Kultur (mit Einsetzen der Körnchenbewegung an den Hörnern) werden statt der meist nur diffusen Braunrotfärbung im Zentrum der Cyste eine Anzahl (bis 12) scharf begrenzte, rotbraune Körperchen bemerkbar, und auch die stäbchenförmigen Chromatophoren lassen sich nun allmählich in ihrer typischen Gestalt erkennen. Jetzt tritt auch meist der Kern deutlich hervor, umgeben von jenen rotbraunen Flecken. In manchen Cysten ist allerdings auch zu dieser Zeit der Kern immer noch nicht scharf erkennbar (verdeckt durch Reserve- und Farbstoffe). Erst kurz vor dem Ausschlüpfen des Cysteninhaltes ist er ganz distinkt. (Abb. 3a—c.)

Der Inhalt differenziert sich nun immer deutlicher in zwei Hälften, eine gegen das Apikalhorn der Cyste und eine gegen die Antapikalseite derselben hingerichtete Hälfte. Die beiden Hälften sind getrennt durch eine hell erscheinende Zone. Etwa nach 36—40 Stunden, d. h. wenige (vielleicht 3—4) Stunden vor dem Ausschlüpfen, wird in der Mittelzone der Cyste (d. h. ungefähr in der Mitte zwischen den Vorder- und den Hinterhörnern) unter der Cystenwand eine schwache Einbuchtung erkennbar, die sich immer deutlicher ausprägt und schließlich als Querfurchung in Erscheinung tritt. Mittlerweile hat auch der Cysteninhalt unter der Cystenwand eine eigene, sehr dünne Membran ausgebildet. Die Querfurchung tritt immer deutlicher hervor. Der ganze Cysteninhalt rundet sich mehr und mehr, indem er sich aus den Hörnern etwas zurückzieht und auch von der Cystenwand etwas abrückt. Diese Retraktion ist ganz charakteristisch. Die Körnchenbewegung wird langsamer und ist kurz vor dem Ausschlüpfen nicht mehr sichtbar. (Abb. 3d, e.)

Am Ende dieses Keimungsvorganges bietet sich dann folgendes Bild dar: Die äußere Form der Cyste ist in ihren Grundzügen nicht verändert, es macht sich nur eine mehr oder weniger deutliche Schwellung an ihr geltend, wobei die Hörner an ihrer Basis häufig etwas aufgetrieben sind. — Eine Verquellung der Cystenmembran findet nicht statt. Im Innern hat sich ein runder Körper gebildet, der von der Cystenwand mehr und mehr abrückt; die Hörner sind frei von Cysteninhalt. Der so um-



gewandelte Inhalt der Cyste zeigt eine deutliche, links gewundene, mehr oder weniger steile Querfurche, die über die Rückenseite kontinuierlich verläuft, um auf der Bauchseite flach zu verstreichen. In der Nähe der Querfurche, in der Regel mehr gegen den apikalen Teil hin gerückt, befindet sich der Kern. In seiner Nähe, meist aber gegen den antapikalen Teil hin gelagert, sind die »roten Körner« verteilt. Längs der Querfurche haben sich stäbchenförmige, braune Chromatophoren an der Peripherie der Zelle in der Richtung der Längsachse derselben angeordnet. Außerdem ist die Zelle noch mit rundlichen, mehr plättchenartigen, meist nur unscharf sichtbaren Chromatophoren, sowie mit Fettkörnchen angefüllt. Die Längsfurche ist innerhalb der Cyste noch nicht deutlich zu sehen.

Diesen Anblick bietet die Cyste ca. 40—48 Stunden nach Anlegen der Kultur. In diesem Stadium mag sie etwa 2 bis 3 Stunden verweilen.

Behält man nun eine solche umgewandelte Cyste ununterbrochen im Auge, so kann man in der schönsten Weise den Austritt des Cysteninhaltes beobachten. An einer fast konstanten Stelle, nämlich zwischen Apikal- und rechtem Hinterhorn (näher dem Apikalhorn) findet der Austritt statt. Der Apikalteil des Keimes geht beim Ausschlüpfen voran. Die beigefügten Bilder zeigen das in anschaulicher Weise. Die entstehende Spalte in der Cystenwand verläuft anscheinend meist in der Längsrichtung derselben. Die Öffnung ist meist ziemlich eng, so daß während des ganzen Vorganges des Ausschlüpfens der Zellkörper eine Zwerchsackform zeigt<sup>1</sup>. Je mehr sich die Cyste entleert, desto deutlicher kommt die gut entwickelte, lange Längsgeißel zur Entfaltung, die mit dem hinteren Ende des sich freimachenden Keimes als letztes Organ die Cyste verläßt. Der Nachweis des Vorhandenseins einer Quergeißel gelingt nur in seltenen Fällen. (Abb. 4.)

Die Dauer des Ausschlüpfens beträgt 1—2 Mi-

<sup>1</sup>) v. Stein bildet in seinem Atlas (Bd. III, Taf. 14, Fig. 11) eine rhombische, vielhörnige Cyste mit einem Risse ab. Auch hier befindet sich der Riß auf der r. Seite der Cyste, zwischen Apikal- und r. Hinterhorn, verläuft aber als breitklaffender Querriß. (v. Stein, Der Organismus der Infusionstiere. III. Teil. Leipzig. 1878.)

nuten. Vom Moment des Anlegens der Kultur bis zum Ausschlüpfen des jungen Keimes verstreichen bei  $18^{\circ}\text{C}$  ca. 2mal 24 Stunden.

Es ist nun außerordentlich interessant zu beobachten, wie niedrige Temperaturen die Umbildung in der Cyste und das Ausschlüpfen verlangsamen: Bei  $10-11^{\circ}\text{C}$  beträgt diese Dauer etwa 6 Tage; bei  $7-9^{\circ}\text{C}$  findet das Ausschlüpfen frühestens am 7. Tage statt und bei  $4-7^{\circ}$  erst nach 4-5 Wochen. Bei höherer Temperatur ( $20-26^{\circ}$ ) wird die Keimung erheblich beschleunigt, so daß sie nach 30 bis 36 Stunden schon beendet ist. Ein deutlicher Unterschied in der Keimungszeit 3- und 4hörniger, verschiedenen Ceratienrassen angehöriger Cysten ist uns bis jetzt nicht aufgefallen.

Sofort nach dem Verlassen der Cyste nimmt der junge Keim eine durchaus charakteristische Gestalt an: er zeigt vollständig die Charaktere eines Gymno-

dinium. Wir haben deshalb dieses Entwicklungsstadium von Ceratium als *Gymnodiniumstadium* und die Ceratien in diesem Stadium als *Gymnoceratien* bezeichnet.

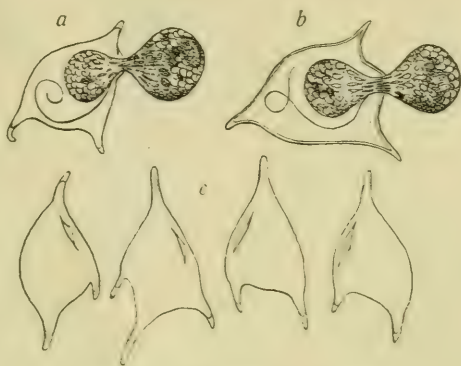


Abb. 4. Keimende Cysten.

a und b) Zwerchsackform des auschlüpfenden Keimes. Der Kern ist in der Nähe des vorderen (apikalen) Endes. Sehr deutliche Längsgeißel. In der Mitte des Keimlings die stäbchenförmigen Chromatophoren. Cyste b in ziemlicher vertikaler Verkürzung gezeichnet.

c) Einige Cysten (in Bauch- und Rückenlage), die den Riß zwischen Vorder- und rechtem Hinterhorn deutlich zeigen.

#### 4. Das *Gymnodiniumstadium*.

Der aus der Cyste ausgeschlüpfte Keim, das *Gymnoceratium*, hat also mit einem Ceratium noch nicht große Ähnlichkeit: vielmehr zeigt er, wie bereits angedeutet, den Habitus einer

Gymnodiniumzelle. Ein apikaler Teil ist von einem antapikalen durch eine meist steile, linksgewundene Querfurche sehr deutlich zu unterscheiden. Der apikale Teil ist plump, abgerundet, etwas massiger als der antapikale, vor der Querfurche hier und da leicht eingezogen. Der antapikale Teil ist schlanker und

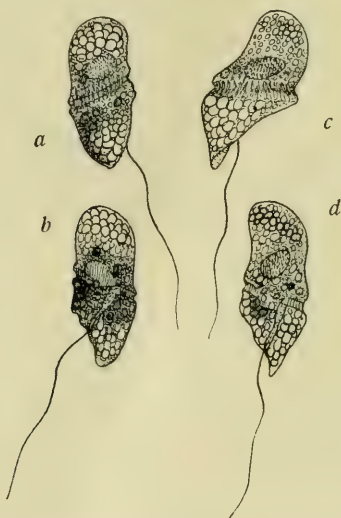


Abb. 5. Ceratiumkeime im Gymnodiniumstadium (Gymnocerarien) etwa 10 Minuten nach dem Ausschlüpfen.

a und b) Dasselbe Gymnoceratium von der Rücken- (a) und Bauchseite (b).

c und d) Anderes Exemplar in derselben Lagerung.

Apikal- und Antapikalteil durch die steil linksgewundene Querfurche (mit Quergeißel) getrennt. Längsfurche mit Längsgeißel (b und d). Deutlich sind die großen Reservefettkügelchen im Vorder- und Hinterteil. Der große, fädige Kern im Apikalteil quergestellt. Rotbraune Farbtropfen, besonders im Hinterteil. Die stäbchenförmigen, in der Längsrichtung angeordneten Chromatophoren sind nur auf der Rückenseite deutlich zu sehen.

läuft mehr oder weniger spitz aus. An der Stelle, wo sich nachher das rechte Hinterhorn bildet, ist häufig eine »Ecke« wahrzunehmen; Hörner aber oder irgendwelche andere auffallende Ausladungen sind nicht vorhanden. Oft ist auch der antapikale Pol stumpf; stets aber ist das antapikale Ende vom



apikalen deutlich zu unterscheiden. Die Quersfurche läuft kontinuierlich über die Rückenseite hinweg, um auf der Bauchseite in verschiedener Höhe zu endigen. Im linken ventralen Teil der antapikalen Hälfte ist eine Längsfurche deutlich sichtbar. Aus ihr entspringt eine lange Geißel. Auch die in der Ringfurche verlaufende Quergeißel ist schon vorhanden, nur ist sie schwer zu sehen. Der plumpe apikale Teil hat einen breit-elliptischen Querschnitt; der antapikale Teil dagegen ist von der Quersfurche an dorsoventral abgeplattet und zeigt eine leicht schüsselförmige Aushöhlung, mit nach der Bauchseite gerichteter Konkavität. Gleichzeitig ist der antapikale Teil gegenüber dem apikalen etwas nach links tordiert. Der große ovale Kern liegt im apikalen Teil der Zelle mit quergestellter Längsachse. Im obersten Teil der apikalen Zellhälfte ist das Fett deutlich in Tröpfchenform gelagert. Im antapikalen Teil finden sich ebenfalls kleinere und größere Fettkügelchen; außerdem sind hier die großen rotbraunen Körner angeordnet. Die dunkel gelbbraunen Chromatophoren sind nicht über die ganze Zelle gleichmäßig zerstreut; am reichlichsten finden sie sich in der Mittelzone und im antapikalen Teil. Die Membran ist sehr zart und glatt; sie zeigt weder eine Tafelzeichnung noch eine Areolierung. Eine Metabolie ist ebenfalls nicht vorhanden. Die Länge beträgt  $60\ \mu$ , die Breite  $36\ \mu$ . (Abb. 5.)

Sofort nach dem Ausschlüpfen aus der Cyste bewegt sich der junge Keim mit Hilfe der immer kräftiger schlagenden Längsgeißel entweder mit dem apikalen Teil geradlinig vorwärts, oder er dreht sich rotierend um seine Längsachse, wobei dann die Quergeißel besonders deutlich zu sehen ist.

In diesem *Gymnodinium*stadium verhardt *Ceratum* etwa zwei Stunden.

Die *Gymnoceraten*, die erst etwa 10 Minuten frei herumswimmen und diejenigen, die etwa  $1-1\frac{1}{2}$  Stunden alt sind, weichen in ihrer äußeren Gestalt deutlich voneinander ab. Dies ist aus unseren Abbildungen ohne weiteres ersichtlich. Auch sind die *Gymnoceraten*, die der f. *austriacum* zugehören, wegen ihrer kräftigen Gestalt auffallend und meist gut von andern zarteren *Gymnoceratum*formen zu unterscheiden (Abb. 6d, e).

Schon nach einer Stunde sieht man, wie sich am Gymnoceratiumkörper gewisse Änderungen herausmodellieren: die Apikalgegend verliert ihre typische Rundung und nimmt langsam

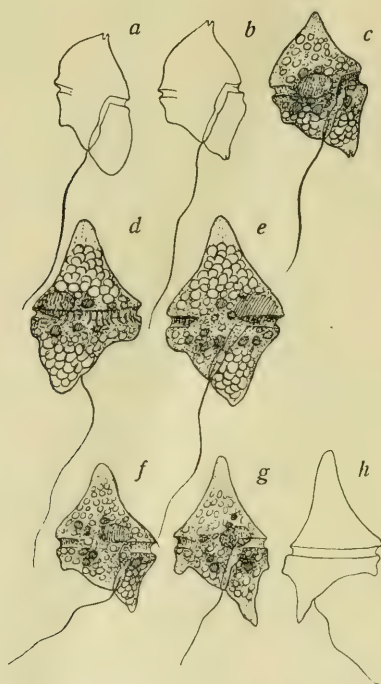


Abb. 6. Gymnoceraterien gegen den Schluß des Gymnodiniumstadiums.

a) 1 Stunde nach dem Ausschlüpfen, 60  $\mu$  lang, 32  $\mu$  breit.

b) 1  $\frac{1}{4}$  Std. „ „ „ 60  $\mu$  „ 37  $\mu$  „

c) 1  $\frac{3}{4}$  „ „ „ „ 60  $\mu$  „ 40  $\mu$  „

Das gleiche Individuum war nach 2  $\frac{1}{2}$  Stunden 70  $\mu$  lang, 50  $\mu$  breit. Man beachte das Verhalten der Kerben an den Polhörneranlagen von a—c.

d, e) Gymnoceraterien der großen Austriacumform in Bauch- (d) und Rückenlage (e), 76  $\mu$  lang, 52  $\mu$  breit. Kern, Chromatophoren (d), rotbraune Körner, Fettkügelchen, Geißeln. Die Anlage des Apikalhorns geht voran.

f, g, h) Die Polhörner treten immer deutlicher hervor; das rechte Hinterhorn ist erst schwach angedeutet. — Kleinere Formen. f: 56  $\mu$  lang, 44  $\mu$  breit, g: 60  $\mu$  lang, 40  $\mu$  breit. Alle Individuen sind noch panzerlos; Anlage der Hörner. f—h, allmählicher Übergang zum Präceratiumstadium.

eine breitkonische Gestalt an; außerdem wird die äußerste Zone dieser Gegend mehr und mehr hyalin. Eine ganz besonders auffallende Erscheinung ist folgende: An vielen Gymnocerarien gewahrt man an der Spitze der hyalin werdenden, schwach ausgezogenen Apikalgegend eine deutliche Eindellung, so daß also auf der Kuppe des Apikalpols zwei sehr kurze, stumpfe Hörnchen in die Erscheinung treten. Eine ähnliche Beobachtung hat auch schon Folgner<sup>1</sup> am *Gymnoceratumkeim* von *C. cornutum* gemacht. Wohl gemerkt handelt es sich in diesen letzteren und unseren Fällen nicht etwa um Individuen, die nachher ein gespaltenes Apikalhorn aufweisen (solche Formen fanden wir in der in Rede stehenden Kultur durchaus nicht). Es muß sich da wohl um eine stammesgeschichtliche Reminiszenz handeln. Wir sahen, wie erwähnt, nicht bei allen Gymnocerarien — es kam eine große Zahl zur Beobachtung — die geschilderte Erscheinung. Eine ähnliche feine Einkerbung stellten wir auch am Antapikalpol fest.

Je mehr sich bei solchen Gymnocerarien das Apikalhorn in die Länge entwickelt, um so undeutlicher wird diese Delle. In welchem Zusammenhang dieselbe mit dem Apikalporus steht, konnte nicht mit genügender Sicherheit verfolgt werden.

Nicht bloß in der Apikal-, sondern auch in der Antapikalgegend gehen Veränderungen vor sich. Zeitlich scheint erstere allerdings etwas vorauszuweichen. Auch im Antapikalteil prägen sich stärkere Vorsprünge am Zelleib aus, die die Bildung des Antapikalhorns und des rechten Hinterhornes einleiten.

Diese Änderungen nun bilden den Übergang zu einer neuen Phase, in die der *Ceratiumkeimling* eintritt, einer Phase, während welcher sich an der jungen *Ceratiumzelle* weitere Veränderungen abspielen, die allmählich zur definitiven Gestalt hinführen. Diese neue Phase, die mehrere Stunden dauert und durch wichtige Umbildungen des Zellkörpers charakterisiert ist, haben wir als *Präceratiumstadium* bezeichnet, womit angedeutet sein soll, daß es diejenige Entwicklungsphase ist, die dem typischen *Ceratiumzustand* unmittelbar vorausgeht, bzw. zu ihm hinführt.

<sup>1</sup>) Folgner, V., Beitr. z. Kenntnis d. Entw. Süßwasserperidineen. Österr. bot. Zeitschr. 1899. Jahrg. 49.



### 5. Das Präceratiumstadium.

Nachdem Ceratium etwa zwei Stunden in dem als Gymnoceratiumstadium bezeichneten Zustand verharret hat und gegen den Schluß dieser Phase die ursprünglich rundlichen Formen, besonders in der Gegend des Apex und der Mittelzone, verloren hat, beginnt nun die im allgemeinen noch schlanke Form der Zelle sich in dem durch die Querfurche eingenommenen Mittelteil derselben stärker in die Breite auszudehnen. Manche

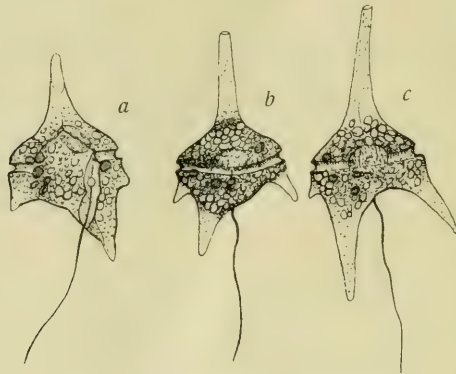


Abb. 7. Präceratiumstadium.

a) Ca. 4 Stunden altes Präceratium (aus einer Blauglaskultur, die entwicklungshemmend wirkt). Platteneinteilung und Areolierung bereits vorhanden, aber äußerst zart. Länge  $100\ \mu$ , Breite  $56\ \mu$ . Anlagen der Postäquatorialhörner bereits deutlich.

b) 4 hörn. Individuum,  $3\frac{1}{2}$  Stunden alt, aus gewöhnlicher Tageslichtkultur. Eine sehr schwach ausgeprägte (kaum wiederzugebende) Tafelzeichnung ist in diesem Stadium vorhanden. Hörner hyalin, noch panzerlos.

c) Etwa 4 Stunden altes Präceratium. Plattenzeichnung immer noch zart, ebenso die Areolierung. Andeutung einer Platteneinteilung am Apikalhorn.

Individuen zeigen eine Vergrößerung ihrer Breite von  $36\ \mu$  (im Gymnodiniumstadium) bis zu  $56\ \mu$  (im Präceratiumstadium). Hand in Hand damit geht eine stärkere dorsoventrale Abplattung, besonders des apikalen Teiles. In dem Maße, wie sich die Mittelzone der Zelle verbreitert, verschmälert sich unter gleichzeitiger Verlängerung der Apikalteil, so daß dieser eine immer deutlichere Kegelgestalt annimmt. Auch am ant-apikalen Teil, der schon von Anfang an mehr zugespitzt war

als sein Antipode, gehen gleichzeitig Veränderungen vor sich: der zum Antapikalhorn werdende Bezirk prägt sich immer schärfer aus; auch er verlängert sich etwas, wobei sich das Ende immer mehr zuspitzt. Vom rechten Postäquatorialhorn (sog. r. Hinterhorn) sieht man in diesem Stadium entweder noch gar nichts oder eine breitstummelförmige Andeutung. Hier und da hält es in seiner korrelativen Ausbildung Schritt mit den beiden Polhörnern.

Im vorigen Abschnitt haben wir hervorgehoben, daß wir an verschiedenen Gymnocerarien, die wir in ihrer Entwicklung ganz besonders verfolgt hatten, am apikalen Pol eine feine Einkerbung beobachten konnten. Bei der weiteren Entwicklung wird der diese Kerbe enthaltende Vorsprung durch das sich entfaltende und in die Länge streckende Apikalhorn immer mehr vorgeschoben und verschwindet schließlich. Eine Zeitlang hat man den Eindruck, als ob von dieser immer seichter werdenden Delle ein Kanal trichterartig in den Hauptkörper führe: möglicherweise ist diese Delle die erste Anlage des Apikalporus bzw. Apikalkanals<sup>1</sup>. Auf jeden Fall ist die Delle nur eine rasch vorübergehende Erscheinung am Ceratienkörper.

Das Präceratiumstadium dauert etwa 6 Stunden.

Gegen das Ende dieser Periode kommt in der Regel das r. Postäquatorialhorn immer deutlicher zum Ausdruck; sogar das l. Postäquatorialhorn (sog. 4. Horn) ist manchmal als winziges Höckerchen schon angedeutet, woraus zu erkennen ist, daß die schon aus der Cyste hervorgehende I. Ceratien-generation 4hörig sein kann.

Es gibt also in diesem Präceratiumstadium Formen, bei denen die 3 Hinterhörner schon sehr deutlich erkennbar sind (4hörn. Formen). Aber außerdem sind Formen nicht selten, bei denen neben dem Antapikalhorn vom r. Hinterhorn noch sehr wenig zu sehen ist, so daß diese Formen durchaus den Eindruck von 2hörigen Ceratien machen. Wenn also von Huber vermutet wurde, daß ein 2höriges Durchgangsstadium von *C. hirundinella* existieren dürfte, so ist dies — wenigstens für einen Teil der

<sup>1</sup>) Es ist dann aber nur auffallend, wie nach Schilling eine ähnliche, jedoch aus 3 Lappen bestehende Einkerbung auch bei *Cystodinium* vorkommt, das selbst keinen Apikalporus besitzt.

Ceratien in der Kultur von  $16-18^{\circ}\text{C}$  — tatsächlich der Fall. (Das 3. Horn wird dann nachträglich noch gebildet.) Wir haben aber Kulturen von  $7-9^{\circ}\text{C}$  angelegt, wo die zhörnigen Ceratiumformen sogar in über 80% vorkamen, und zwar nicht bloß als Durchgangsformen, sondern als persistierende Kälteformen.

Sind nun die Umformungen in der Mittelzone der Zelle der Hauptsache nach einmal erledigt, und hat die langsame Entfaltung der Hörner eingesetzt — Ceratium schwimmt dabei im Wasser herum —, dann machen sich am Hauptkörper auch die ersten Anzeichen der Panzerentwicklung bemerkbar (etwa 4—5 Stunden nach dem Ausschlüpfen aus der Cyste): die Platteneinteilung tritt anfänglich sehr schwach hervor; auch eine sehr feine netzartige Zeichnung (Areolierung) ist angedeutet. Es besteht also schon ein zarter Panzer, an dem die Hörner vorerst noch hyaline, unbepanzerte Spitzen zeigen. An diesen Hornspitzen ist eine feine Körnchenbewegung zu sehen, die übrigens schon vor dem deutlichen Auftreten des Panzers sichtbar war. Dort scheint das Wachstum der Hörner und des Panzers am längsten anzudauern.

Die letzte Periode dieser Präceratiumphase zeigt vor allem zwei Erscheinungen: einmal ein starkes Längenwachstum, verursacht durch die Entfaltung des Apikal- und des Antapikalhorns (weniger auffällig ist die Entwicklung des r. Postäquatorialhorns), dann die immer deutlichere Ausprägung der Panzerstruktur, die durch kräftigeres Hervortreten der Tafelzeichnung (Kittleisten) und der Areolierung sich kundgibt. Maß die Zelle am Ende des Gymnodiniumstadiums noch  $56-60\ \mu$  in die Länge, so erreicht sie nun Werte von  $100-200\ \mu$ , ja darüber.

Recht bald kommt das Wachstum des Breitendurchmessers zum Stillstand; zeigte er im Gymnodiniumstadium noch Werte wie  $36\ \mu$ , so nimmt er schließlich im Präceratiumstadium je nach der Ceratiumform Beträge von  $56-60\ \mu$  an.

Die in diesem Stadium an der Spitze des Exoskelettes noch offenen Hinterhörner (mit dem zarten hyalinen Endkegel) erreichen den Abschluß ihres Wachstums durch das Hartwerden des Panzers an der Spitze dieser Hörner. Es ist aber nicht unwahrscheinlich, daß an der Basis derselben eine gewisse Zeit-



lang eine interkalare Wachstumszone besteht. Das Vorderhorn bleibt überhaupt immer offen; es trägt den apikalen Porus. Am Schluß des Präceratiumstadiums können Längen von 180  $\mu$  und 220—256  $\mu$  erreicht sein. (Abb. 8.)

Wir sehen also, welche intensiven und auffallenden Veränderungen *C. hirundinella* in der Präceratiumphase durchläuft, Veränderungen in der ganzen Architektur der Zelle: Hörnerbildung; Anlegung eines Exoskelettes. Es ist deshalb auch verständlich, daß diese Phase zeitlich etwa 3mal länger dauert als die initiale Phase, das Gymnodiniumstadium, in welchem die »nackten« Hörneranlagen erst leicht angedeutet sind.

Wir halten uns somit für vollaufberechtigt, diese wichtige und gut definierte Phase im Entwicklungsgange von *C. hirundinella* mit einem besonderen Ausdruck zu belegen, indem wir sie als Präceratiumstadium bezeichnen. Denn das nun folgende Stadium von Ceratium, das diese Dinoflagellate in ihrer »definitiven« Gestalt zeigt, bringt etwas durchaus Neues, Charakteristisches, die Teilungsfähigkeit der Zelle.

## 6. Das ausgewachsene Stadium von Ceratium hirundinella: Ceratiumstadium.

Wir haben die bis jetzt unbekannten Jugendstadien bis zum fertig ausgebildeten Ceratium verfolgt. Über dieses selbst können wir uns kurz fassen, da sowohl über seinen äußeren als inneren Bau viele Einzelbeobachtungen und zusammenfassende Darstellungen bestehen. Nur auf einiges wollen wir noch hinweisen:

Gemäß den Arten von Cysten haben wir in unseren Kulturen auch die verschiedenen Formen von Ceratium hervor-

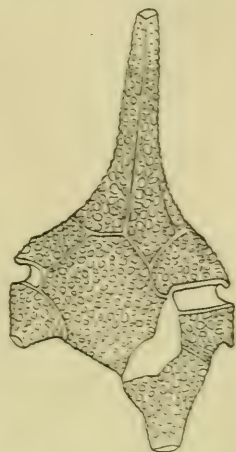


Abb. 8. Panzer gegen das Ende der Präceratiumphase. Man sieht deutlich die Felderung und die Areolierung des Panzers von der Bauchseite. Die Hinterhörner sind noch nicht geschlossen (aus ihnen ragen beim lebenden

Individuum hyaline Endkegel hervor). In solchem Zustand gefundene Panzer können eine Autotomie (Kofoid) vortäuschen. Das Apikalhorn bleibt offen. (Apikalporus.)

gehen sehen. Aus den kleinen, rundlichen, vorwiegend 3- (seltener 4-) hörnigen Cysten entwickelte sich eine große, schlanke Ceratienform, die als *f. gracile* zu bezeichnen ist; aus der etwas größeren ebenfalls rundlichen 3—4hörnigen Cyste mit den etwas längeren Hörnern sahen wir die kräftige, plumpe *f. austriacum* hervorgehen, und aus den rhombischen 4hörnigen blässeren Cysten züchteten wir eine wieder mehr schlanke Form mit größerer Antapikalhörnerspreizung: *f. prope piburgense*. Die einzelnen Ceratiumtypen zeigen einen durchaus übereinstimmenden Entwicklungsgang.

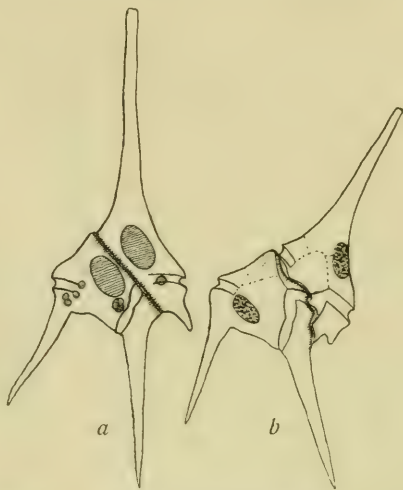
Es ist uns also gelungen, auf einfache Weise Ceratiencysten durch alle Stadien hindurch bis zum teilungsfähigen Individuum zu züchten. Die ganze Entwicklungsdauer — vom Beginn der Kultur an bis zur fertigen Ausbildung teilungsfähiger Individuen — dauert bei 18°C im Minimum etwa 50—60 Stunden, d. h. 48 Stunden bis zum Ausschlüpfen aus der Cyste, 2 Stunden für das Gymnodinium-, und etwa 6 Stunden für das Präceratiumstadium. Manche Individuen brauchen allerdings zu ihrer völligen Entwicklung 70—80 Stunden und mehr.

Einige Stunden, nachdem die ersten gut ausgebildeten 3- oder 4hörnigen Ceratien in den Kulturen auftreten, kann man auch schon vereinzelt in Teilung begriffene Individuen wahrnehmen, besonders in den frühen Morgenstunden, eine Feststellung, die sich bezüglich dieser letzten Zeitangabe mit den Beobachtungen in der Natur völlig deckt. (Bekanntlich finden die Teilungen bei *C. hir.* fast ausschließlich in den Stunden nach Mitternacht bis in die frühesten Morgenstunden hinein statt, so daß man im Laufe des Vormittags hier und da sowohl noch Teilungsstadien als auch Ceratien in Regeneration antrifft.) Die näheren Vorgänge bei der Teilung selbst können wir hier übergehen, da dieselben von den bereits bekannten Tatsachen nicht abweichen. Nur zwei Bilder seien hier wiedergegeben, um auch noch zwei Teilungsstadien eines kulturell gezogenen Ceratiums zur Anschauung zu bringen.

Abb. 9a, von morgens 8<sup>h</sup> 30, zeigt ein Individuum, bei dem die (die Zellteilung stets einleitende) Kernteilung bereits stattgefunden hat und die schiefe Querwand schon ausgebildet ist.

Diese verläuft bei dem auf dem Rücken liegenden Individuum nach allgemeiner Regel aus dem Raume zwischen Antapikalhorn und 1. Postäquatorialhorn (sog. 4. Horn) schief nach rechts oben und endigt, die Querfurche schneidend, an der Basis des Apikalhorns, auf dessen r. Seite. Die beiden Kerne sind der Querswand noch sehr genähert.

In Abb. 9b sehen wir den Prozeß der Zellteilung weitergeschritten: Die Zellkerne, die sich nach der Teilung beträchtlich kontrahiert haben, sind stark voneinander entfernt. Der ursprünglich apikale Zellteil sitzt dem antapikalen schief auf und scheint durch den zum Apikalhorn sich entwickelnden Höcker der unteren Zelhälfte, sowie durch den gegenseitigen Wachstumsdruck weggeschoben. Binnen kurzem dürfte dann die völlige Trennung der Tochterindividuen voneinander stattgefunden haben.



In späteren Vormittagsstunden findet man in den Kulturen von 16—18<sup>0</sup> ziemlich häufig Formen mit sehr kurzem Apikalhorn und verhältnismäßig langen Hinterhörnern und solche mit noch unfertigen, kurzen Hinterhörnern und langem Vorderhorn. Die Regeneration der durch die Teilung verlorengegangenen Zellpartien nimmt nur wenige (ungefähr 6) Stunden in Anspruch.

Abb. 9. Zwei Teilungsstadien von *Ceratium hirundinella*. Aus einer Kultur (vom 19. III. 21 morgens) am 24. III. 21, 8<sup>h</sup> 30 vormittags. Beide Individuen mit Zeichnungsapparat gezeichnet; die meisten Einzelheiten weggelassen. a) Länge 220  $\mu$ . Breite 60  $\mu$ .

Um noch etwas näher auf die Ceratientypen selbst einzugehen, möchten wir zur Demonstration der gewonnenen Formen einige Abbildungen wiedergeben, da solche von Kulturexemplaren noch nicht existieren (s. Abb. 10, 11, 12). Bei dieser



Gelegenheit möchten wir nicht versäumen, schon jetzt hervorzuheben, daß nach unseren Erfahrungen sowohl an Hand der Temperaturexperimente als von Planktonfängen die zur Zeit bestehenden Typeneinteilungen (Seligo<sup>1</sup>, Bachmann<sup>2</sup>, Schröder<sup>3</sup>) nicht befriedigen, und daß es nicht angeht, als Einteilungsprinzip sich nur auf die Körperlänge, die Richtung der Polhörner und die Spreizung der Hinterhörner zu stützen. Ein

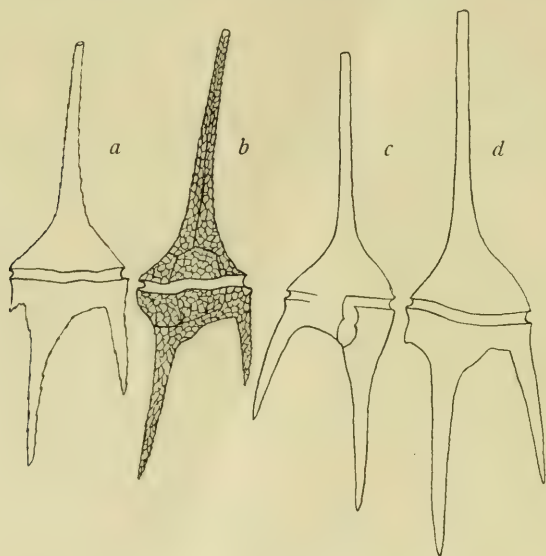


Abb. 10. Aus Cysten gezogene Ceratien: gracile-Formen. Lange, schlanke Gestalt, Hinterhörner fast parallel, Achsen der Polhörner gleichsinnig gerichtet, 4. Horn fehlend oder nur als »Ecke« angedeutet.

Aus dem Sediment von 1919 in großer Zahl gezogen.

- a) 16 Stunden alt.
- b) Länge 220  $\mu$ , Breite 55  $\mu$ . 24 Stunden alt.
- c) „ 216  $\mu$ , „ 52  $\mu$ .
- d) „ 256  $\mu$ , „ 56  $\mu$ .

solches System ist nicht oder nur innerhalb beschränkter Grenzen haltbar. In unseren Abbildungen haben wir, auf der bisher gebräuchlichen Nomenklatur (Bachmann) fußend, das wieder-

<sup>1</sup>), <sup>2</sup>) Siehe Schilling, A. J., in Paschers Süßwasserflora. 3. Heft, »Dinoflagellata«. 1913.

<sup>3</sup>) Schröder, Br., Die neun wesentlichen Formentypen von *C. hirund.* Arch. f. Naturgesch. 1918. 8. H.

gegeben, was als *f. gracile*, *austriacum* und »*piburgense*« aufgefaßt werden kann. Letztere Form unterscheidet sich allerdings ziemlich von der Zederbauerschen, da unsere Form wohl die starke Divergenz der Hinterhörner und die Achsenabweichung der Polhörner bei mäßiger Gesamtlänge, jedoch nicht den mützenartigen, sondern einen mehr konischen Apikal-

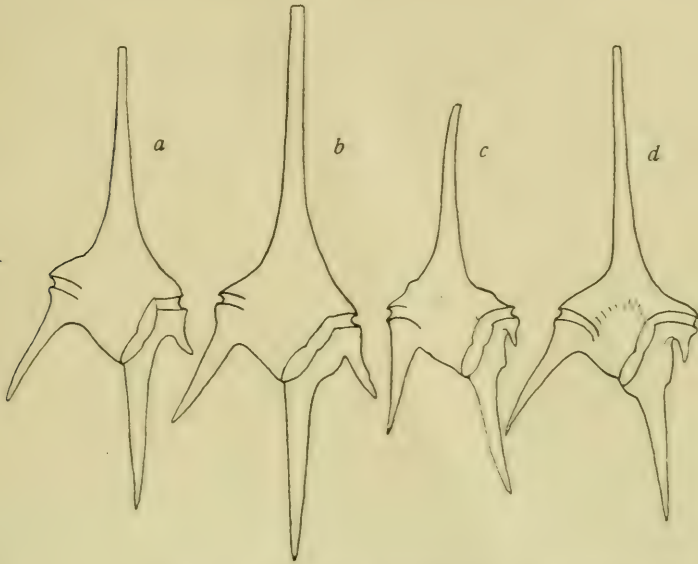


Abb. 11. a und b) Aus Cysten gezogene *Austriacum*-Formen.

a) 208:60  $\mu$ , b) 232:60  $\mu$ .

c und d) Aus dem Plankton des Zürichsees, vom 24. V. 21. (Häufige Form.)

c) 176:60  $\mu$ , d) 220:72  $\mu$ .

Diese Formen sind meist schon von Anfang an 4hörnig und etwas plumper als vorige.

teil besitzt<sup>1)</sup>. Wir wollen die Namenbezeichnung *f. piburgense* vorderhand beibehalten und nur durch Hinzusetzung von *accedens* (*acc.* oder *prope*) andeuten, daß sie mit der »Originalform« nicht identisch ist. (Nähere Ausführungen hierüber im experimentellen Teil.)

<sup>1)</sup> Bally, W. (Der obere Zürichsee, Arch. f. Hydrob. u. Hydrogr., Stuttgart, 1907) gibt von dieser Form zwei entsprechende Abbildungen. (S. 139, 10 u. 11.)

Zum Vergleiche, ob Formunterschiede bestehen zwischen den von uns kulturell gezogenen und den in der Natur beobachteten Formen möge das folgende dienen: Nachdem wir an Hand der Auszählung der Cysten im Schlamm vom Jahrgang 1920 eine überwiegende Zahl von austriacum-Cysten festgestellt hatten und auch in unseren Kulturen eine entsprechende Mehrzahl Austriacumformen sich entwickeln sahen, durften wir wohl auch

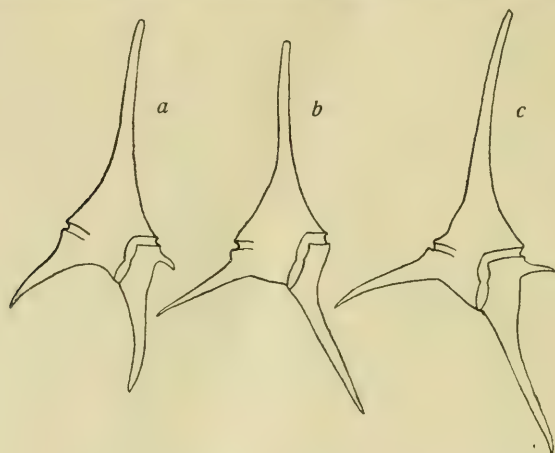


Abb. 12. Aus Cysten gezogene Ceratien: f. piburgense acced. Eher etwas kleine Form (c 188 : 44  $\mu$ ), 3—4 hörnig, schlank, starke Spreizung der Hinterhörner, die bei b und c fast übernormal ist; auch das 4. Horn steht bei c übernormal ab. Apikalteil ist konisch ansteigend; Apikalhorn relativ dünn, oft leicht gebogen. Achsenrichtung der Polhörner meist stark verschieden. Mit der Zederbauerschen f. piburgense nicht identisch, aber wegen der starken Spreizung der Hinterhörner sich ihr nähernd; deshalb vorderhand als f. piburgense accedens bezeichnet. Die Färbung ist (analog der Cyste) heller und gelblichgrün (statt gelblichbraun der übrigen Formen).

in der Natur das gleiche Verhalten erwarten. Planktonfänge vom Mai 1921 bestätigten unsere Erwartungen: die große Mehrzahl der Ceratien gehört tatsächlich dem Austriacumtypus an. Es besteht aber bei genauerer Beobachtung doch ein gewisser Unterschied in der Form der von uns in Kulturen gezogenen und den im See spontan zur Entwicklung gekommenen Ceratien: die Breite der letzteren ist durchschnittlich größer als in den aus Cysten gekeimten Exemplaren; der Querschnitt des



Mittelkörpers ist stärker nierenförmig gekrümmt, die dorso-ventrale Abplattung ausgeprägter und die Panzerzeichnung eher noch kräftiger<sup>1</sup>.

Dieser Vergleich ist nicht unwichtig: er zeigt, daß es denn doch noch einen Unterschied bedeutet, ob einem Individuum 50 cm<sup>3</sup> Wasser als ruhiger Lebensraum zur Verfügung steht oder ein großer See, in dem stets eine mehr oder weniger starke Wellenbewegung herrscht. Wir stehen da gewissermaßen vor dem Ausdruck einer Massenwirkung, an die sich *Ceratium* angepaßt hat.

An den zahlreichen fertig ausgebildeten Individuen der aus den Cysten hervorgegangenen I. Generation, die in den Kulturen in 18° C festgestellt wurden, haben wir folgende morphologische Beobachtungen machen können: 1. Die große Mehrzahl der Ceratien sind gut ausgebildete Individuen, die keine Abweichung von der »Normalform« eines der 3 Typen aufweisen. 2. Daneben kommen Formen vor, die bei ganz normal ausgebildetem Apikalteil eine übermäßig starke Spreizung der Hinterhörner zeigen, die ganz besonders oft am rechten Postäquatorialhorn auffällt. Im Sommer sind solche Formen im Plankton häufig zu finden. Auch das 4. Horn kann oft merkwürdig gespreizt von der Zelle abstehen. (Abb. 12.) 3. Eine besonders hervorstechende Erscheinung ist die Tatsache, daß unter den Individuen dieser I. Generation immer einige wenige vorkommen, die ein gespaltenes 1. Hinterhorn oder seltener ein gegabeltes Antapikalhorn aufweisen. Schon im Präceratiumstadium sind uns solche Formen aufgefallen. Da diese Erscheinung gegabelter Hinterhörner bei den durch Teilung entstandenen Individuen viel seltener ist, liegt die Annahme nahe, daß gewisse Verletzungen des Protoplasten beim Austritt aus der Cyste stattfinden dürften, die in der Gabelung eines der Hinterhörner ihren Ausdruck finden. Weshalb aber fast nie das Apikalhorn gegabelt ist (da doch sicher der apikale Teil der Zelle ebenso gut wie der allerdings etwas komplizierter gebaute antapikale Teil feinen Läsionen ausgesetzt ist), läßt erkennen, daß die Frage nicht so einfach zu beantworten ist.

<sup>1</sup>) Die Breite beträgt 60—72  $\mu$ , die Länge 160—240  $\mu$  (Mehrzahl 160—184). Bei den Kulturexemplaren waren 60  $\mu$  die extreme Breite. Ein viertes Horn findet sich schwach ausgeprägt.

Bemerkungen über einige Zelleinschlüsse. Über den Kern selbst ist nichts besonderes zu sagen; er zeigt einen fädigen Aufbau, oft erscheinen die Fadenstücke fein und lang, oft kurz und dick, mit knotenförmigen Verdickungen, in welchem Falle dann der Kern wie gestrichelt oder gesprenkelt aussieht. In der Regel verlaufen die Fäden parallel zur Querachse.

Chromatophoren scheinen in zweierlei Form vorhanden zu sein. Bei *Gymnoceratum*- und *Präceratium*keimen haben wir stäbchenförmige, braungelbe Chromatophoren gesehen, die in der Längsrichtung, der Querfurche folgend, angeordnet waren und besonders deutlich in Erscheinung traten, wenn das Individuum die Rückenseite zeigte. Sie scheinen dann dicht unter der Oberfläche zu liegen. In diesen Stadien ist der gelblich-braune oder gelblich-grünbraune Farbstoff anscheinend zumeist diffus in der Zelle verteilt, so daß wir andere, z. B. linsenförmige Chromatophoren fast nie zu Gesicht bekamen. Erst im *Ceratium*-stadium selbst sahen wir die rundlichen, linsenförmigen Chromatophorenplättchen (mehr oder weniger) deutlich. In diesem Stadium aber fanden wir die stäbchenförmigen Chromatophoren nicht mehr (vielleicht übersehen). Von anderen Ceratien (*C. tripos* [Müller] Nitsch) wissen wir, daß sie zweierlei Chromatophoren besitzen, stäbchen- und plättchenförmige. Wir konnten also auch bei *C. hirundinella* zweierlei Chromatophoren nachweisen; nur scheinen sie je nach der Entwicklungsphase in der einen oder anderen Form deutlicher zu sein: in den Jugendphasen sind die stäbchenförmigen Chromatophoren sehr deutlich, die runden dagegen undeutlich; umgekehrt im ausgewachsenen Stadium.

Es mögen hier nochmals kurz jene braun-roten Farbkügelchen Erwähnung finden, über deren Natur und physiologische Bedeutung man nichts Sicheres weiß. Wir konnten sie schon von der keimenden Cyste an bis zum *Ceratium*-stadium verfolgen. Sehr häufig waren 5—8, hier und da sogar 10—12 solcher Farbkügelchen vorhanden, die entweder einzeln oder in kleinen Grüppchen von 2 oder 3 sich berührenden Kügelchen angeordnet waren. Ferner ließ sich feststellen, daß ihre Zahl mit jeder weiteren Teilung (im ausgewachsenen Stadium) abnimmt. (Siehe Abb. 9a. Hier bekommt

das obere Individuum ein solches Kügelchen mit, wodurch die Zahl derselben im Schwesterindividuum um eines vermindert wird.) Es herrscht bis heute noch keine Übereinstimmung darin, als was diese Gebilde aufzufassen sind. Von manchen werden sie, wenigstens beim erwachsenen Ceratium (die Jugendstadien waren ja bis anhin unbekannt), als Augenflecke (Stigmen) betrachtet, ob sie nun in der Einzahl oder in der Mehrzahl vorkommen. Über die Rolle dieser rotbraunen Farbstoffkügelchen haben wir selbst keine weiteren Beobachtungen angestellt.

---

Es ist nicht ohne Interesse, einen Vergleich vorzunehmen zwischen unserer an *C. hirundinella* und der von Folgner (u. a.) an *C. cornutum* gemachten Beobachtungen. Folgner gibt die Reihenfolge der Vorgänge bei dem von ihm beobachteten Ceratium in nachstehender Weise an: Ausschlüpfen aus Panzer und Cyste; Auftreten der Furche; Bildung der Anlagen der beiden Endhörner; Sichtbarwerden der Skulpturierung der Membran; Entstehung des seitlichen Hornes.

Folgner erwähnt das »Auftreten der Furche« nach dem Ausschlüpfen aus der Cyste. Das dürfte wohl kaum der Fall sein. Er hat nämlich, wie er ausdrücklich betont, das Ausschlüpfen des Cysteninhaltes nicht beobachtet, sondern nur den frisch ausgeschlüpfen Keim in der Nähe einer Cyste aufgefunden. So ist es zu erklären, daß er annahm, der sehr junge Keim werde seine Querfurche außerhalb der Cyste gebildet haben. Wir dürfen aber mit Sicherheit behaupten, daß *C. cornutum* hierin keine Ausnahme macht; denn schon Schilling<sup>1</sup> bildet (Taf. II, Fig. 23) eine Querfurche innerhalb der Cornutum-Cyste ab, wenn er auch in seiner Schilderung gerade das Gegenteil des Abgebildeten behauptet: (»Mittlerweile entledigt sich auch der Körper noch der übrigen Reste seiner Umhüllung und tritt dann auch in die Bildung der Furchen und des seitlichen Hornes ein.«)

Was nun die »Bildung der Anlagen der beiden Endhörner« anbetrifft, die Folgner als nächstes angibt, so stimmt diese Beobachtung an *C. cornutum* mit den unsrigen an *C. hirundinella* insofern überein, als auch nach Folgner diese Anlage schon am un-

<sup>1</sup>) Schilling. I.-D. 1891.



gepanzerten Individuum in Form hyaliner Höcker erfolgt, also in dem von uns sogenannten Gymnodiniumstadium. Bei *C. cornutum* erfolgt nach v. Stein<sup>1</sup>, Schilling und Folgner zuerst die Anlage der End- oder Polhörner. (Erst relativ spät, sogar wenn das Individuum schon längst gepanzert ist, erfolgt nachträglich noch die Ausbildung des 3. Hornes. Die meisten ausgebildeten Frühlingsformen von *C. cornutum* sind aber zweihörnig.) Auch bei *C. hirundinella* erfolgt die Ausbildung der Polhörner häufig etwas rascher als diejenige des r. Hinterhornes, so daß man nicht selten, besonders bei tieferen Temperaturen, eine Anzahl zweihörniger *Hirundinella*-formen antreffen kann. Meist aber und besonders bei optimalen Temperaturen (15—26°) hält das r. Hinterhorn in der Ausbildung mit den Endhörnern Schritt; ja sogar das l. Hinterhorn (akzessorisches, sogenanntes 4. Horn) kann sich fast gleichzeitig, nur wenig verzögert, mit den übrigen Hörnern entwickeln.

Das Auftreten einer Einkerbung am Apikalhorn ist von Stein zuerst gesehen worden; dann spricht auch Folgner von dieser Beobachtung. Auch wir haben eine Einkerbung an der ersten Anlage des Apikalhorns gesehen; aber nicht nur an diesem, sondern auch am Antapikalhorn. Welche Bedeutung diese Kerben besitzen, ist uns unklar geblieben; es handelt sich auch nach Folgners Beobachtungen um rasch verschwindende Erscheinungen, die wir nicht bei allen Gymnocerarien gesehen haben. Weiterhin sollen nach Folgner die Hörner bei *C. cornutum* schon im Gymnodiniumstadium ihre volle Länge und Gestalt erreichen; und erst dann bilde sich an ihnen der Panzer aus. Bei *C. hirundinella* ist dies nicht der Fall; hier findet das Wachstum der Hörner in ganz intensiver Weise während der Präceratiumphase statt. Die Ausbildung der noch glatten »nackten« Hörner ist nach Folgner etwa 2 Stunden (genau 1 3/4 Stunden) nach Beginn der Beobachtung beendet. Dann beginnt nach ihm die Anlage des Panzers und damit eben ein neues Stadium. Nun betont aber Folgner, daß das äußerste Ende der Hörner vorerst noch hyalin, ungepanzert sei. Das will aber doch heißen, daß die Hörner auch bei *C. cornutum* noch weiter wachsen; sie haben also ihre

<sup>1</sup>) v. Stein. Org. d. Infus. (loco cit.)

volle Länge im Gymnodiniumstadium wohl noch nicht erreicht, und das dürfte mit unseren Beobachtungen an *C. hirundinella* eher übereinstimmen. Folgner erwähnt ferner, daß er bei allen von ihm beobachteten, ungepanzerten Ceratium-Keimlingen — unseren Gymnoceratiem — zwei Längsgeißeln beobachtet habe. Sehr auffallenderweise haben wir diese Erscheinung nicht selten auch an sonst normalen Gymnoceratiemkeimlingen von *C. hirundinella* angetroffen<sup>1</sup>. Eine Quergeißel hat Folgner nicht gesehen, schließt aber das Vorhandensein einer solchen aus der rotierenden Bewegung des Keims. Wir haben mit Sicherheit eine Quergeißel bei Gymnoceratiem festgestellt. Noch eine Erscheinung müssen wir erwähnen. Folgner hat (wie übrigens schon v. Stein) das Vorhandensein mehrerer großer roter Öltropfen regelmäßig festgestellt. Sie lagen, wie bei der beweglichen normalen Sommerform, fast ausschließlich in der hinteren, spitzigen Hälfte des Körpers, während in der Regel die vordere bloß ein, seltener zwei oder gar keinen enthielt. Genau dieselbe Beobachtung machten wir bei *C. hirundinella*. Wir beobachteten bis 12 solcher großer Tropfen. — Die Dauer des Gymnodiniumstadiums beträgt nach Folgner etwa 2 Stunden, also genau wie bei *C. hirundinella*.

Der weitere Fortschritt in der Entwicklung von *C. cornutum* ist nun nach Folgner das Sichtbarwerden der Skulpturierung der Membran und die definitive Formgestaltung. Diese Phase haben wir als Präceratiumstadium bezeichnet. Folgners Beobachtungen stimmen hier ziemlich mit den unsrigen überein.

Die Dauer des Präceratiumstadiums von *C. cornutum* scheint etwa 4 Stunden in Anspruch zu nehmen. Vom Auschlüpfen des Keimes bis zur fertigen Gestaltung des *C. cornutum* waren nach Folgner etwa 6 Stunden verflossen (wovon ca. 2 Stunden auf das Gymnodiniumstadium fallen). Bei *C. hirundinella* beträgt die Dauer des Präceratiumstadiums 16—18<sup>0</sup> C. ca. 6 Stunden, bei höherer Temperatur 4—5 Stunden; also auch hier ist eine gute Übereinstimmung unverkennbar.

<sup>1</sup>) Doppelte Längsgeißeln sind auch bei marinen Ceratiem beobachtet worden.

Wir konnten uns nicht entschließen, den so viel gebrauchten Namen »Schwärmer« auch hier anzuwenden, da auf das Schwärmerstadium sonst in der Regel ein unbewegliches Stadium zu folgen pflegt, was hier nicht der Fall ist. Der Keim entwickelt sich bei Ceratium einfach stufenweise fort, behält seine Geißeln usw. Der Name Gymnodiniumstadium (oder -phase) besagt außerdem mehr: er ist nicht bloß ein morphologischer Begriff, sondern eröffnet auch entwicklungsgeschichtliche Perspektiven.

Für die experimentellen Untersuchungen hat sich die scharfe Fassung der beiden Begriffe »Gymnodinium- und Präceratiumstadium« bzw. »Gymnocerarien und Präcerarien« gut bewährt, da wir Einflüsse kennen lernten, die, wenn sie entweder im ersten oder im zweiten Stadium einsetzten, in verschiedener Weise formgestaltend (meistens im Sinne der Deformation) wirkten.

---

## 7. Die Cystenbildung.

Wir haben Grund zur Annahme, daß es vor allem die herbstliche Temperaturerniedrigung, vielleicht zusammen mit Veränderungen im Nährmedium und dem Alter der Stämme ist, die die Cerarien zur Encystierung veranlaßt. Wir wissen nicht, ob alle Cerarien befähigt sind, Cysten zu bilden. Der Cystenbildung voraus geht eine (unbekannte) Anzahl von Teilungen und eine Anhäufung von Reservestoffen.

Wir haben nun versucht, eine »normal« zur Entwicklung gebrachte Cerarienpopulation (18° C, Brunnenwasser, Tageslicht) wieder der Abkühlung zu unterwerfen, indem wir schrittweise das Kulturgefäß abkühlten, bis ca. 6° C nach etwa 4—5 Tagen und dasselbe etwa 10 Tage in dieser Temperatur hielten. Bis jetzt ist uns die Bildung der Cysten durch einfache Abkühlung nicht geglückt. Schuld daran dürfte sein, daß die in der Kultur gezogenen Cerarien (aus Mangel an Zeit und vielleicht auch wegen des etwas mageren Tisches) am Ende doch zu wenig Reservenernährung speichern konnten. Denn bis dahin hatten sie ja nur auf Kosten der früheren Reserven gelebt. Außerdem dürfte auch die Abkühlung etwas zu rasch erfolgt sein, und schließlich muß auch der Zusammensetzung der Kulturflüssigkeit noch



größere Aufmerksamkeit geschenkt werden. Auf jeden Fall haben wir doch das eine gesehen: Der Kältereiz allein genügt offensichtlich als Anstoß zur Cystenbildung noch nicht. Hier müssen noch andere Bedingungen erfüllt sein. Sicherlich ist auch eine spezielle »innere Vorbereitung« der Zelle, ein bestimmtes Alter usw. erforderlich.

Diese Fragen sind noch näher zu studieren. Gelingt es, die Cystenbildung zu veranlassen, so wäre experimentell der ganze Zyklus der Entwicklung von *Ceratium hirundinella* geschlossen. Bis jetzt fehlt also noch das letzte Glied in der experimentell erzeugbaren Kette der Entwicklungsvorgänge bei *C. hirundinella*.

### Zusammenfassung.

1. Der geschichtete Kaltwasserfaulschlamm des Zürichsees enthält besonders in einzelnen oberen Schichten große Mengen von *Ceratiumcysten*. Die Schichtung erlaubt eine genaue Altersbestimmung derselben. Es ist uns gelungen, solche Cysten bis zum teilungsfähigen *Ceratium* zur Entwicklung zu bringen und die einzelnen Phasen zu verfolgen.

2. Die Keimfähigkeit der *Ceratiencysten* dauert etwa 6 bis 7 Jahre.

3. Es ließen sich 3 Arten von Cysten nachweisen: Kuglige, 3hörnige, kleine Cysten; kuglige, 3 bis 4hörnige, größere Cysten und flache, 3-, meist 4hörnige, rhombische Cysten, die ganz bestimmten *Cerati*entypen entsprechen. Sie wurden demgemäß als *gracile*-, *austriacum*- und »*piburgense*«-Cysten bezeichnet.

4. Die Vorgänge an der keimenden Cyste bestehen in einer leichten Anschwellung der ganzen Cyste, Erweiterung der Hörner an ihrer Basis und Anfüllung mit Cysteninhalt, Körnchenbewegung im Innern, Differenzierung des Cysteninhaltes in einen apikalen und einen antapikalen Teil, deren Resultat die Bildung der Quersfurche ist (36—40 Stunden nach der beginnenden Keimung und ca. 4 Stunden vor dem Ausschlüpfen). Bildung einer sehr zarten Membran innerhalb der Cystenwand und Retraktion des so gebildeten Keimes von der Cystenwand. Ausschlüpfen des

Keimes an einer ziemlich bestimmten Stelle der Cyste, Dauer 1–2 Minuten.

5. Der freiwerdende bewegliche Keim (Längs- und Quergeißel) hat *Gymnodinium*-Charakter. Deswegen bezeichnen wir die nun zu durchlaufende Phase des Keimes als *Gymnodiniumstadium* und den Keim selbst als *Gymnoceratium*. Dauer dieses Stadiums (bei 18° C) etwa 2 Stunden. Gegen den Schluß dieser Phase treten Apikal- und Antapikalhornsansatz, ebenso der Ansatz zum 1. Hinterhorn und sehr selten auch derjenige zum 1. Seitenhorn in die Erscheinung. — Vorübergehendes Auftreten einer Eindellung an den Anlagen der Polhörner.

6. Diese Phase geht allmählich über in das *Präceratiumstadium*. Für dieses ist charakteristisch: Verbreiterung des Körpers, verstärkte dorso-ventrale Abplattung, Ausbildung der Hörner und des Exoskelettes, das zuerst am Hauptkörper, in der Gegend der Quersfurche, in die Erscheinung tritt, dann auch an der Basis der Hörner sichtbar wird, während die distalen Teile der Hörner vorerst noch hyalin bleiben (Hauptwachstumsstellen). Diese Phase ist beendet mit der völligen und deutlichen Ausbildung des Panzers, sowohl am Hauptkörper als an den Hörnern. Dauer ca. 6 Stunden.

7. Das *Ceratiumstadium* ist charakterisiert einmal durch das Teilungsvermögen, das bald nach Erlangung der »endgültigen« Gestalt einsetzt; dann auch durch die Fähigkeit, Cysten zu bilden.

8. Die Cystenbildung experimentell zu erreichen, ist uns nicht gelungen. Abkühlung frisch gezüchteter Populationen genügt offenbar nicht, um Cystenbildung hervorzurufen.

9. Eine Kopulation ist von uns nie beobachtet worden.


10. Auch bei *C. cornutum*, dessen Entwicklung von Folgner zum größten Teil beobachtet und beschrieben wurde, zeigt sich übereinstimmend ein *Gymnodiniumstadium*, das ca. 2 Stunden und ein *Präceratiumstadium*, das 4 Stunden dauert, welche beiden Phasen auch in den inneren Vorgängen mit den von uns beschriebenen Stadien sehr gut übereinstimmen.

Es handelt sich in den von uns geschilderten Vorgängen bei der Entwicklung von *C. hirundinella* wohl um solche allge-

meiner Natur, die einer umfangreichen Gruppe von Ceratien (vielleicht der ganzen Untergattung Biceratium [Vanhöffen] Gran) in großen Zügen gemeinsam sein dürften.

---

Was in Vorstehendem wiedergegeben wurde, ist nur ein engbegrenzter Ausschnitt aus der Lebensgeschichte von Ceratium hirundinella, nämlich die Entwicklung unter optimalen Temperatureinflüssen ( $15-26^{\circ}\text{C}$ ). Um das Verhalten von Ceratium auch unter andern Lebensbedingungen, wie tieferen und höheren Temperaturen, bestimmten Lichtqualitäten, besonderen Salzlösungen usw., kennen zu lernen, haben wir eine Reihe von Versuchen angestellt, über deren Ergebnisse weiterhin berichtet wird.





## Besprechungen.

### **Warburg, O., Die Pflanzenwelt. 3. Bd. Dikotyledonen. Myrtenartige Gewächse (Myrtales) bis Glockenblumenartige Gewächse (Campanulatae) und Monocotyledonen.**

Mit 10 farb. Taf., 18 meist doppelseitigen schwarzen Taf. u. 278 Textabb.  
von H. Busse, H. Eichhorn, A. Grimm, M. Gürke u. a. Leipzig.  
1922. 8°, 552 S.

Die Zeitumstände haben es mit sich gebracht, daß nach dem Erscheinen des ersten Bandes dieses groß angelegten populären Nachschlagewerkes 8 Jahre verstreichen mußten, ehe der abschließende dritte Band erscheinen konnte. Man muß es dem Verf. und Verlag hoch anrechnen, daß sie für den Nachkriegsband die gleiche glänzende Ausstattung geboten haben wie für den ersten 1913 erschienenen. Die bunten Tafeln geben eine Auswahl schönblumiger Vertreter von wichtigen Familien (Ericaceae, Gesneriaceae, Araceae, Bromeliaceae, Liliaceae, Amaryllidaceae, sowie drei Tafeln Orchideen [einheimische, tropische, terrestrische und epiphytische]) in vorzüglicher Darstellung und übersichtlicher Anordnung. Wenn diese Tafeln hauptsächlich die Farbenpracht der Pflanzenwelt veranschaulichen, sind die meisten schwarzen Tafeln und Textabbildungen mehr systematischer Art und bringen nicht nur plastische Bilder von Blütenzweigen oder Vegetationsorganen, sondern auch vergrößert gezeichnete Einzelheiten, die den nötigen Aufschluß über die systematisch wichtigen Teile geben. Man muß bedenken, daß es sich überall um Originalabbildungen handelt, um schätzen zu können, welche Fülle von Arbeit hier bewältigt wurde. Verf. hat es aber bei diesen morphologischen Abbildungen nicht bewenden lassen, sondern die rein systematische Formenschilderung dadurch belebt, daß er Abbildungen viel genannter Pflanzen am natürlichen Standort in ausgesuchten photographischen Abbildungen einstreute, wie *Pandanus furcatus*, *P. dubius*, *Pennisetum Bentharii*, *Ammophila arundinacea*, *Sacharum officinarum*, *Dendrocalamus giganteus*, *Cyperus papyrus*, *Phoenix dactylifera*, *Borassus flabelliformis*, *Raphia*, *Caryota urens*, *Ravenala madagascariensis* u. a. Man bedauert, daß nicht noch mehr

solcher Naturaufnahmen aus der Heimat der Gewächse geboten werden. Die einzige Abbildung dieser Art, die, statt die natürliche Wachstumsweise zu veranschaulichen, vielmehr unnatürlich wirkt, ist die Photographie eines Stückes einer Wasserdecke von *Lemna minor* (Taf. 17, S. 420). — Unter Hinweis auf die Besprechung des Textes der ersten Bände sei zusammenfassend betont, daß die Darstellung wirklich die gesamte Pflanzenwelt umfaßt, daß man über die allbekannten wie über die seltensten Reihen und Familien, sowie über alle irgendwie bemerkenswerten Gattungen und Arten, über deren Merkmale, verwandtschaftliche Beziehungen, geographische Verbreitung, Verwendung, Kultur usf. Aufschluß findet, daß also die ganze Pflanzenwelt geschildert ist, nicht in der rein systematischen Sachlichkeit wie in Engler-Prantls Pflanzenreich, auch nicht in der formelartigen Kürze wie im »Syllabus der Pflanzenfamilien«, sondern in abgerundeter, anschaulicher und anregender Darstellung. Bei jeder beliebigen Stichprobe, falle sie auf die Familie der Cycadeen, der Proteaceen, Rubiaceen, Orchideen o. a. kann man sich von den Vorzügen der Behandlung überzeugen. Wir müssen es dem Verf. danken, daß er in jahrelanger Arbeit ein Werk geschaffen hat, das sich würdig Kerners Pflanzenleben und Brehms Tierreich zur Seite stellt und nicht nur dem Laien Belehrung und Unterhaltung bietet, sondern auch dem Fachmann als inhaltsreiches Handbuch dienen kann.

Hannig.

## Molisch, H., Anatomie der Pflanzen.

Zweite Neubearb. Aufl. Mit 139 Abb. im Text. Jena. 1922.

Eine Neuauflage dieser Anatomie ist in überraschend kurzer Zeit notwendig geworden und damit die vom Verf. ausgesprochene Ansicht bestätigt, daß ein kurzer Abriß dieses Spezialgebietes nicht nur für seine Schüler, sondern auch für weitere Kreise Anziehungskraft besitze. Wesentliche Umarbeitungen hat der frühere Text nicht erfahren, wohl aber einige Erweiterungen, indem Sachs' Energiden-Begriff erläutert, die Zentrosomen von *Fucus* usw., die von Tichomirow für die Dattel beschriebenen und als Inklusen bezeichneten Inhaltskörper, die Fühltüpfel, Fühlhaare, Futterhaare sowie die Saugschuppen der Bromeliaceen beschrieben und abgebildet wurden. Dazu kommen in dem Schlußabschnitt über angewandte Botanik die überraschenden Blattaschenbilder nach Naumann, die z. T. aus der Neuauflage von Verf.s Mikrochemie übernommen sind. Alle diese Ergänzungen kommen dem Büchlein wohl zustatten. Wenn aber Besonderheiten, wie die Inklusen, berücksichtigt wurden, dürften m. E. Begriffe wie

1) Zeitschr. f. Bot., 1914, 6, 86 und 1917, 9, 586.

Metaderm, Ersatzfasern, Kristallkammerfasern, die u. a. für die mikroskopische Drogenuntersuchung wichtig sind, nicht fehlen. Von den kleinen Ausstellungen, die Ref. an den zeichnerisch durchweg schönen Textabbildungen der ersten Auflage zu machen hatte, sind einige berücksichtigt. Die Darstellung der Hoftüpfel, die doch einen der bekanntesten mikroskopischen Gegenstände betreffen, sowie Fig. 40c<sup>1</sup> (zweite Auflage) dürften auch leicht zu verbessern sein. Hannig.

**Dunn, Grace A.**, A study of the Development of *Dumontia filiformis*. I. The Development of the Tetraspores.

Plant World. 1916. **19**, 271—281. 2 Texttaf.

—, Development of *Dumontia filiformis*. II. Development of sexual plants and general discussion of results.

Bot. Gazette. 1917. **63**, 425—467. Taf. 19—22.

Diese beiden Arbeiten liefern eine zytologisch-entwicklungsgeschichtliche Darstellung der Entwicklung von *Dumontia filiformis*. In der ersten Arbeit wird die Tetrasporenbildung geschildert. Die tetrasporentragenden Individuen entwickeln die Tetrasporangien längs des ganzen Thallus. Die Tetrasporangien werden nach der Verf.n endogen und interkalar angelegt, indem das Sporangium nicht von der Scheitelzelle, sondern sogar von der Basalzelle des kortikalen Seitenastes stammt. Diese Behauptung scheint dem Ref. unwahrscheinlich und stimmt ja übrigens gar nicht zu den Angaben von L. Kolderup Rosenvinge<sup>2</sup>, der auch diese Alge untersucht und abgebildet hat, und der gezeigt hat, daß das Tetrasporangium terminal ist. Die Verf.n hat berechnet, daß in einem Stammsegmente von 1 cm Länge etwa 25000 Tetrasporangien angelegt werden. Ist diese Berechnung der Verf.n stichhaltig, so produziert also eine einzige ordinäre *Dumontia*-Pflanze mehrere Millionen Tetrasporangien, alle natürlich mit 4 Tetrasporen. Die Reduktionsteilung konnte die Verf.n jedoch wegen der großen Spärlichkeit der Mitosen nicht verfolgen. Genauer wird indessen die Entwicklung der Chromatophoren in den Tetrasporen verfolgt. Die Chromatophoren, die in den jungen Tetrasporangienanlagen bandförmig sind, zerfallen vor der Teilung in eine ziemlich große Zahl kleiner, eckiger Segmente, die während des ganzen Verlaufes der Tetradenteilung verfolgt werden können. In der definitiven Tetraspore wachsen diese kleinen Segmente wieder zur normalen Bandform aus.

<sup>1</sup>) Nicht Fig. 40e wie es Zeitschr. f. Bot. **13**, 515 versehentlich hieß.

<sup>2</sup>) The Marine Algae of Denmark. Part. II, S. 156, Fig. 74 (in Mém. de l'Acad. R. des Sciences et des Lettr. de Danemark. 7. Sér. Sect. des Sciences, T. 7, No. 2, Kopenhagen 1917).



In der späteren Arbeit wird die Entwicklung der Geschlechtspflanzen behandelt. Die männlichen Individuen sind bei *Dumontia* wie bei so vielen anderen Florideen sowohl kleiner als die anderen, wie auch den anderen an Zahl bedeutend nachstehend. Die männlichen Pflanzen sind auch von mehr ephemerer Natur. Sie kommen an den amerikanischen Küsten nur während 2—3 Wochen im April vor, während dagegen weibliche und tetrasporentragende Individuen vom April bis in den August zu finden sind. Die Entwicklung der Pflanze geht nach der Verf.n in folgender Weise vor sich: Die Befruchtung findet im April bis Mai statt. Die Karposporen keimen sofort, und von diesen stammen die im Juli bis August zum Vorschein kommenden Tetrasporenpflanzen. Die Tetrasporen keimen wahrscheinlich in demselben Herbst, um als kleine, dem bloßen Auge unsichtbare Pflanzen zu überwintern. Das schnelle Auftreten der Geschlechtspflanzen schon im April deutet ja hierauf. Ein deutlicher Generationswechsel zwischen Geschlechtsindividuen und Tetrasporenindividuen kommt also in der Natur vor.

Die Verf.n schildert dann den anatomischen Aufbau des Sprosses. Etwas Neues über das hinaus, was wir vorher durch die Arbeiten von Brebner und Kuckuck wußten, wird hier nicht geliefert. Die *Dumontia*-Arbeit von Brebner (Journ. Linn. Soc., 1895, 30) ist der Verf.n offenbar unbekannt geblieben und wird nicht zitiert.

Die Darstellung der Zytologie der männlichen Organe wird mit einer kritischen terminologischen Auseinandersetzung eingeleitet. Die Verf.n scheint wie viele andere amerikanische Algologen im Anschluß an Yamanouchi (vgl. das Referat des Ref. von Cleland, Zeitschr. f. Bot., 13, 524) der Meinung zu sein, daß bei den Florideen kein eigentlicher Unterschied wäre zwischen Spermatium und Spermatangium, indem nach diesen Verff.n der befruchtende männliche Körper, das ist das Spermatium, direkt von der untersitzenden Mutterzelle abgeschnürt werde, also nicht endogenen Ursprungs wäre. Wäre dies richtig, so würde *Dumontia* nebst *Polysiphonia* (nach Yamanouchi) eine Sonderstellung unter den Florideen einnehmen, da sonst alle neueren, mit modernen Methoden ausgeführten Untersuchungen<sup>1</sup> gezeigt haben, daß die Spermationen aus den Mutterzellen, in denen sie gebildet werden, den sogenannten Spermatangien, entlassen werden und die Wand des Spermatiums also nicht auch die Wand des Spermatangiums ist, sondern eine Neubildung. Daß die von Yamanouchi verfochtene

<sup>1</sup>) Auf eine vom Ref. selbst vor mehreren Jahren (1908) betreffs *Martensia* (K. Svenska Vet. Akad. Handl., Bd. 43, No. 7, Upsala 1908) ausgesprochene Ansicht, die mehr im Einklang mit den Ansichten der amerikanischen Autoren steht, will ich nunmehr, nachdem ich mit besseren Methoden diese Dinge untersucht habe, nicht viel Wert legen.

Auffassung nicht gültig ist für die Polysiphonia so nahestehende Gattung Rhodomela, geht aus Kylin's Untersuchung (1914) hervor; aber diese Arbeit ist der Aufmerksamkeit der Verf.n entgangen; ganz so wie die weiteren Belege für dieselbe Sache, die folgende Arbeiten darbieten, nämlich: die Scinaia-Arbeit des Ref. (1915), die Griffithsia-Arbeit von Kylin (1916), wo die Angaben Lewis' korrigiert werden; und schließlich auch die Batrachospermum-Arbeit von Kylin (1917). Hier werden mehrere Belege dafür angeführt, daß die Spermatien wirklich innerhalb anderer Organe, der Spermatangien, gebildet werden. Möglich ist, daß die Spermatien nicht immer als nackte Zellen entlassen werden, sondern daß die Wandbildung schon innerhalb des Spermatangiums vor sich gegangen ist, niemals aber ist in diesen Arbeiten eine wirkliche Abschnürung dargetan worden.

Von den Resultaten der Verf.n betreffs Dumontia mag weiter hervorgehoben werden, daß die Spermatangienbildung sich schließlich über den ganzen Thallus verbreitet, und daß jede Spermatangienmutterzelle zwei Spermatangien bildet.

Die Karpogone entwickeln sich scheinbar mehr unregelmäßig und nicht in akropetaler Reihe. Die Karpogonäste sind offenbar mit den Zweigsystemen, die die Kortikalschicht bilden, homolog. Jeder Karpogonast besteht aus 6—7 Zellen, die in früheren Stadien deutlich Chromatophoren zeigen. Die allerfrühesten Stadien des Karpogons konnten nicht verfolgt werden. Nach der Befruchtung wandert der diploide Kern in die 2. oder 3. Zelle des Karpogonastes, die als primäre Auxiliarzelle funktioniert, über. Durch diese Beobachtung wird eine ältere irrige Angabe von Schmitz korrigiert, nach welcher der sporogene Faden direkt vom Karpogon auswachsen sollte. Von dieser primären Auxiliarzelle wachsen dann die sogenannten sporogenen Fäden, die »Ooblastemen« von Schmitz, aus. Daß die Kerne der sporogenen Fäden von dem diploiden Kern im Karpogon stammen, hat die Verf.n freilich nicht direkt beobachtet, ist aber doch aus mehreren Gründen offenbar. Die sporogenen Fäden suchen nun Verbindung mit anderen Auxiliarzellen in besonderen Auxiliarzellenästen auf. Diese Auxiliarzellenäste sind mit den Karpogonästen homolog, sie entbehren nur das Karpogon. Von den Auxiliarzellen wachsen dann die Gonimoblastfäden aus. Sogenannte sterile Zellen werden in den Gonimoblasten nicht gebildet.

Die haploide Chromosomenzahl wird approximativ zu 7 bestimmt.

Etwas Neues von prinzipieller Natur bringt die Arbeit kaum. Die neuere Florideenliteratur hätte — wie schon oben hervorgehoben wurde — ein wenig besser beachtet werden können, eine Sache, die jedoch vielleicht auf das Konto des Krieges zu schreiben ist. Svedelius.

**Weber, van Bosse M<sup>me</sup> Dr. A.**, Liste des Algues du Siboga. II. Rhodophyceae. Première Partie. Protofloridae, Nemalionales, Cryptonemiales.

Siboga-Expeditie. Monographie 59b. Leiden. 1921. 187—310. Taf. 6—8. und Textfig. 53—109.

Diese Arbeit bringt die Fortsetzung von der Bearbeitung der während der Siboga-Expedition in dem Indischen Archipel gefundenen Algen, wovon die I. Abteilung schon vorher in dieser Zeitschrift von Kuckuck referiert worden ist (vgl. 6. Jahrg. 1914, S. 360). Hier in dieser Arbeit werden nun nicht weniger als etwa ungefähr 100 für den Indischen Archipel neue Algenarten von den zu den Gruppen Bangiales, Nemalionales und Cryptonemiales gehörigen Familien kritisch erörtert. Bemerkenswert ist, daß keine einzige *Porphyra* in dem untersuchten Gebiete gefunden wurde. Unter den *Batrachospermen* findet man das über beinahe die ganze Erde gefundene *B. vagum*. Als neue Gattung wird *Dorella* mit der Art *D. simplex* aufgestellt. Es ist eine kleine, merkwürdige *Helminthocladiacee*, die von der Verf.n zur Gruppe *Dermoneemaeae* geführt wird. Sie stellt eine kleine, nur 1,5 cm hohe Alge dar, die epiphytisch auf *Lithothamnien* in einer Tiefe von etwa 3,4 m gefunden wurde. Es ist eine ganz einfache und unverzweigte, wahrscheinlich stark reduzierte Tiefwasserform, die *Helminthocladia* am nächsten kommt, aber die für diese Gattung so charakteristischen, den *Gonimoblasten* manschettenartig umschließenden, verzweigten Zellfäden fehlen ganz.

Von der zur Familie der *Chaetangiaceen* gehörenden Gattung *Actinotrichia*, von der bisher alle Fortpflanzungsorgane unbekannt waren, hat die Verf.n eine Art, *A. rigida*, des näheren untersucht. Sowohl männliche, als auch weibliche und tetrasporentragende Individuen wurden gefunden. Der Zystokarpiebau weicht von dem bei der sonst nahestehenden Gattung *Galaxaura* ab und stimmt mehr mit *Scinaia* überein, die jedoch einen ganz anderen anatomischen Bau hat. Die Tetrasporangien werden an der Spitze von verzweigten oder einfachen Fäden entwickelt, die unter den Haarkränzen hervorsprossen, welche für diese Gattung so charakteristisch sind. Bemerkenswert ist, daß ein gewisser allgemeiner organisatorischer Unterschied zwischen Geschlechtsindividuen und Tetrasporenindividuen auch bei *Actinotrichia* vorhanden zu sein scheint, ganz so wie vorher bei der nahestehenden Gattung *Galaxaura* von Howe nachgewiesen wurde.

Von der im Gebiete ziemlich zahlreich vorkommenden Gattung *Galaxaura* werden drei neue Arten, *G. Tissotii*, *Sibogae* und *Kjellmanii*, neu beschrieben. Eine Übersicht zur Bestimmung der im Gebiete gefundenen *Galaxauren* wird auch gegeben. Von der



Gattung *Porphyroglossum* werden die vorher unbekannten Zystokarprien beschrieben. Sie stimmen mit denen bei *Gelidium* überein. Die Gattung *Halymenia* ist im Gebiete durch nicht weniger als 11 Arten repräsentiert, für die eine kritische Auseinandersetzung geliefert wird, eingeleitet durch einen Bestimmungsschlüssel. Zwei neue Arten, *H. tubulosa* und *arachnophylla*, werden aufgestellt. Von der Gattung *Thamnoclonium* wird die neue Art *Th. procumbens* beschrieben, die ganz wie die andere von der Verf.n vorher beschriebenen *Thamnoclonium*-Arten in Symbiose mit Spongien leben. Als *Platoma Pikeana* (Dickie) Web. v. B. wird eine ursprünglich von Dickie beschriebene Alge bezeichnet, die J. Agardh als eine *Halymenia* bestimmte, die aber nun zur Gattung *Platoma* geführt wird. Mehrere Figuren über den inneren Bau der Alge verdeutlichen diese neue Namenkombination.

Ganz besonders eingehend wird von der Verf.n die Familie der Squamariaceen behandelt. Diese Familie scheint ganz besonders reich im Gebiete repräsentiert zu sein, nämlich durch nicht weniger als 25 Arten, wovon 22 bis auf weiteres nur im Indischen Ozean und angrenzenden Meeresabschnitten gefunden sind. Von den 7 *Peyssonellia*-Arten sind nur 2 auch aus anderen Weltmeeren bekannt, die kosmopolitische *P. rubra* und die auch im Atlantischen Ozean und im Roten Meere vorkommende *P. conchicola*. Von den 11 *Cruoriella*-Arten kommt nur eine auch im Atlantischen Ozean und eine auch im Mittelmeer vor, während acht als neue Arten aufgestellt werden. Offenbar ist der Indische Archipel als ein besonderes Zentrum für die Artenbildung innerhalb dieser sonst kosmopolitischen Gattung anzusehen, deren Repräsentanten sowohl an der Oberfläche auf den Riffen, wie auch in größeren Tiefen wachsen. Die Verf.n gründet ihre Artenmerkmale ausschließlich auf anatomische Charaktere des Thallus. Ein übersichtliches Examinationsschema erleichtert die Bestimmung. Von den schon vorher behandelten Corallinaceen wird auch hier ein Verzeichnis gegeben.

Die Arbeit wird mit den lateinischen Diagnosen von 5 neuen Rhodomelaceen, *Dasyopsis pulchella*, *tenella*, *anastomosans*, *Chondria decumbens*, *minima* und einer neuen Gigantinacee, *Polycocelia van Hoveellii*, abgeschlossen, die schon hier auf derselben Tafel wie die in diesem Teil behandelten Algen abgebildet worden sind, obwohl die Behandlung dieser Familien erst in einem folgenden Heft kommen wird.

Die Arbeit, die mit zahlreichen guten Abbildungen illustriert ist, schließt sich rühmlich an die vielen früheren schönen Publikationen über die Algen der Siboga-Expedition an, und wir hoffen, daß die Fortsetzung nicht lange auf sich warten läßt. Svedelius.



## Neue Literatur.

## Allgemeines.

- Fedde, F.**, Repetitorium der Botanik für Studierende der Medizin, Pharmazie, Tierarzneikunde, Chemie, Naturwissenschaften usw. Dritte neu bearb. Aufl. Preuss & Jünger, Breslau. 1921. (IV, 166 S.) (Preuss & Jüngers Repetitorien d. Medizin u. Naturwissenschaften. Bd. I.)

## Gewebe.

- Bechtel, A. R.**, The floral anatomy of the Urticales. (Amer. Journ. of Bot. 1921. 8, 386—410. 8 Taf.)
- Buscalioni, L.**, Il legno crittogamico del fascio vascolare seminale di talune Angiosperme considerato nei suoi rapporti colle moderne teorie filogenetiche. (Malpighia. 1921. 29, 46—80, 113—204. Tav. III.)
- Irmen, G.**, s. unter Physiologie.
- Record, S. J.**, s. unter Angewandte Botanik.

## Physiologie.

- Aitken, R. D.**, The Water Relations of the Pine (*Pinus pinaster*) and the Silver Tree (*Leucadendron argenteum*). (Transact. R. Soc. of South Africa. 1921. 10, 5—19.)
- Bachmann, E.**, Zur Physiologie der Krustenflechten. (Zeitschr. f. Bot. 1922. 14, 193—233. 5 Kurventaf. i. Text.)
- Bremekamp, C. E. B.**, On Anti-phototropic Curvatures occurring in the Coleoptiles of *Avena*. (Koninkl. Ak. van Wetensch. Amsterdam. Proceedings. 1921. 24, 177—184.)
- Brooks, M. Moldenhauer**, The effect of hydrogen ion concentration on the production of carbon dioxide by *Bacillus butyricus* and *Bacillus subtilis*. (Journ. Gen. Physiol. 1921. 4, 177—186.)
- Cahn-Bronner, C. E.**, Ungleichmäßige Ernährung als Ursache wechselnder Empfindlichkeit und veränderter antigenen Eigenschaften der Bakterien. (Zeitschr. f. Immunitätsforsch. u. exp. Therapie. I. Orig. 1921. 33, 375—430.)
- Fitting, H.**, Über den Einfluß des Lichtes und der Verdunkelung auf die Papaverschäfte. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1922. 61, 1—23. 2 Textfig.)
- Flieg, O.**, s. unter Pilze.
- Gile, P. L.**, and **Carrero, J. O.**, Assimilation of nitrogen, phosphorus and potassium by corn when nutrient salts are confined to different roots. (Journ. Agr. Research. 1921. 21, 545—573.)
- Hansteen-Cranner, B.**, Zur Biochemie und Physiologie der Grenzschichten lebender Pflanzenzellen. (Meldinger fra Norges Landbrukshoiskole. 1922. 2, 160 S. 17 Taf.)
- Henrici, M.**, Zweigipflige Assimilationskurven. Mit spezieller Berücksichtigung der Photosynthese von alpinen phanerogamen Schattenpflanzen und Flechten. (Verh. Naturf. Ges. Basel. 1921. 32, 107—171. 4 Textfig.)
- Hodgetts, W. J.**, s. unter Algen.
- Hunter, C. A.**, Bacteriological and chemical studies of different kinds of silage. (Journ. Agr. Research. 1921. 21, 767—789.)
- Irmen, G.**, Zur Kenntnis der Stoffverteilung bei einigen Iris-Arten, besonders in ihren Blättern. (Beih. z. Bot. Centralbl. Abt. I. 1922. 39, 1—56.) Gleichzeitig Diss.-Ausz. Jahrb. Philos. Fak. Göttingen. Teil II. 1921. 281—290.
- Kamerling, Z.**, De Kieming van Tropische Strandzaden. (Nat. Tijdschrift v. Nederl.-Indië. 1921. 81, 21—32.)
- Loeb, J.**, The Origin of potential differences responsible for anomalous osmosis. (Journ. Gen. Physiol. 1921. 4, 213—226.)

- Lyon, C. J.**, Comparative studies on respiration VIII. Respiration and antagonism in Elodea. (Amer. Journ. of Bot. 1921. 8, 458—463. 2 Diagr.)
- Molisch, H.**, Über die angebliche Entwicklung von Wasserstoffsuperoxyd bei der Kohlensäureassimilation. (Biochem. Zeitschr. 1921. 125, 257—261.)
- Oehlkers, Fr.**, Die postfloralen Krümmungen des Blütenstieles von Tropaeolum majus und das Problem der Umstimmung. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1922. 61, 65—125. 9 Textfig.)
- Plett, W.**, s. unter Fortpflanzung und Vererbung.
- Putter, E.**, s. unter Bakterien.
- Raber, O. L.**, The effect upon permeability of polyvalent cations in combination with polyvalent anions. (Amer. Journ. of Bot. 1921. 8, 382—385. 1 Diagr.)
- , The effect upon permeability of (I) the same substance as cation and anion and (II) changing the valency of the same ion. (Ebenda. 464—470. 2 Diagr.)
- Reed, H. S.**, Correlation and growth in the branches of young pear trees. (Journ. Agr. Research. 1921. 21, 849—875. Pl. 142.)
- Rothlin, E.**, Beruht der Vorgang der »Autolyse« der Amylose von Biedermann auf einem fermentativen Prozeß? (Fermentforschung. 1921. 5, 236—253.)
- Stark, P.**, Weitere Untersuchungen über das Resultantengesetz beim Haptotropismus (mit besonderer Berücksichtigung physiologisch nicht radiärer Organe). (Jahrb. f. wiss. Bot. 1922. 61, 126—167. 14 Textfig.)
- Stern, K.**, Zur Elektrophysiologie der Berberisblüte. (Zeitschr. f. Bot. 1922. 14, 234—248. 3 Abb.)
- Trumpf, Ch.**, Über den Einfluß intermittierender Belichtung auf das Etiolement der Pflanzen. (Hamburg. 1921. Diss.-Ausz. 7 S.)
- Willstätter, R.**, und **Csányi, W.**, Zur Kenntnis des Emulsins. (Zeitschr. f. physiol. Chemie. 1921. 117, 172—200. 2 Fig.)
- Winterstein, E.**, und **Iatrides, D.**, Über das aus Taxus baccata, Eibe, darstellbare Alkaloid, Taxin. I. Mitt. (Ebenda. 240—283.)

### Fortpflanzung und Vererbung.

- Dastur, R. H.**, s. unter Angiospermen.
- Erdmann, R.**, Art und Artbildung bei Protisten. (Biol. Zentralbl. 1922. 42, 49—64.)
- Fruwirth, C.**, und **Roemer, Th.**, s. unter Angewandte Botanik.
- Gante, Th.**, Über eine Besonderheit der Begrannung bei Fatuoid-Heterozygoten. (Hereditas. 1921. 2, 410—415.)
- Gatin, C. L.**, s. unter Angiospermen.
- Haberlandt, G.**, Die Entwicklungserregung der parthenogenetischen Eizellen von Marsilia Drummondii A. Br. (Sitzgsber. d. preuß. Akad. d. Wiss. 1922. II. 16 S.)
- Hallquist, C.**, The Inheritance of the Flower Colour and the Seed Colour in Lupinus angustifolius. (Hereditas. 1921. 2, 299—363. Taf. II.)
- Hayes, H. K.**, und **Garber, R. J.**, Breeding crop plants. New York & London (Mc Graw-Hill Book Comp.). 1921. 328 S. 66 Fig.
- Heribert-Nilsson, N.**, Selektive Verschiebung der Gametenfrequenz in einer Kreuzungspopulation von Roggen. (Hereditas. 1921. 2, 364—369.)
- Just, G.**, Wahrscheinlichkeit und Empirie in der Erblichkeitsstatistik. (Biol. Zentralbl. 1922. 42, 65—71.)
- Kajanus, B.**, Zur Genetik des Chlorophylls von Festuca elatior L. (Bot. Notiser. 1921. 131—137.)
- Kempton, J. H.**, Heritable characters of maize. — White sheaths. (Journ. Heredity. 1921. 12, 224—226. 1 Fig.)
- Lehmann, E.**, Theorien der Oenotherenforschung. G. Fischer, Jena. 1922. 210 Textabb., 1 Taf.
- Lindhard, E.**, Der Rotklee, Trifolium pratense L. bei natürlicher und künstlicher Zuchtwahl. (Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. 1921. 8, 95—120. 4 Abb.)



- Nilsson-Ehle, H.**, Fortgesetzte Untersuchungen über Fatuoidmutationen beim Hafer. (Hereditas. 1921. 2, 401—409.)
- Plett, W.**, Untersuchungen über die Regenerationserscheinungen an Internodien. Diss.-Ausz. Hamburg. 1921. 4 S.
- Puttick, G. F.**, The reaktion of the  $F_2$  generation of a cross between a common and a durum wheat to two biologic forms of Puccinia graminis. (Phytopathology. 1921. 11, 205—213.)
- Schlecht, F.**, Untersuchungen über die Befruchtungsverhältnisse bei Rotklee (Trifolium pratense). (Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. 1921. 8, 121—157. 3 Abb.)
- Steil, W. N.**, s. unter Farnpflanzen.
- Stout, A. B.**, Cyclic Manifestation of Sterility in Brassica pekinensis and B. chinensis (Bot. Gazette. 1922. 73, 110—132. 7 Textfig.)
- Tschermak, E.**, Über die Vererbung des Samengewichtes bei Bastardierung verschiedener Rassen von Phaseolus vulgaris. (Zeitschr. f. indukt. Abstammgs.- u. Vererb.-Lehre. 1922. 28, 23—52.)

### Ökologie.

- Henderson, M. W.**, A comparative study of the structure and saprophytism of the Pyrolaceae and Monotropaceae with reference of their derivation from the Ericaceae. (Contrib. Bot. Lab. Univ. Pennsylvania. 1919. 5, 42—109. 10 Textfig.)
- Lämmermayr, L.**, s. unter Pflanzengeographie.
- Magrou, J.**, Symbiose et tubérisation. (Ann. sc. nat. Bot. 10. sér. 1921. 3, 181—275.)

### Algen.

- Hodgetts, W. J.**, A study of some of the factors controlling the periodicity of freshwater algae in nature. (New Phytologist. 1921. 20, 150—164, 195 bis 227. 9 Fig.)
- Ikari, I.**, On the formation of Auxospores and Resting Spores of Chaetoceras teres, Cleve. (Bot. Magazine Tokyo. 1921. 35, 222—228. 1 Taf.)
- Oye, P. van**, Einteilung der Binnengewässer Javas. (Int. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 1921. 10, 7—22.)
- Schmidt, A.**, Atlas der Diatomaceen-Kunde. H. 81. Leipzig. 1922.
- Sinova, E. S.**, Note préliminaire sur les algues de la mer Blanche. (Bull. Jard. Bot. Républ. Russe. 1921. 20, 34—43.)
- Skottsberg, C.**, Botanische Ergebnisse der Schwedischen Expedition nach Patagonien und dem Feuerlande 1907—1909. VIII. Marine Algae. 1. Phaeophyceae. (Kgl. Svenks. Vetenskapsakad. Handl. 1921. 61, 1—56. 20 Fig.)

### Bakterien.

- Hunter, C. A.**, s. unter Physiologie.
- Kendrick, J. B.**, and **Gardner, M. W.**, s. unter Teratologie und Pflanzenkrankheiten.
- Putter, E.**, Untersuchungen über Bakterienkataphoresis. (Zeitschr. f. Immunitätsforsch. u. exp. Therapie. 1. Teil. 1921. 32, 538—557. 1 Fig.)

### Pilze.

- Cortini, J. C.**, Tylomyces gunnhiparus n. sp. prototipo di un nuovo genere di Ifomiceti. Caratteri morfologici. Nota I. (Atti R. Acad. naz. Lincei, Rendiconti. 1921. 5. Ser. 30, 63—66. 11 Textfig.)
- Flieg, O.**, Fette und Fettsäuren als Material für Bau- und Betriebsstoffwechsel von Aspergillus niger. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1922. 61, 24—64. 2 Textfig.)
- Gwynne-Vaughan, H.**, Fungi. (Cambridge University Press.) London. 1922. XV + 232 S., illustr.
- Hopkins, E. F.**, s. unter Teratologie und Pflanzenkrankheiten.

- Jackson, H. S., and Mains, E. B.**, Aecial stage of the orange leaf rust of Wheat *Puccinia triticina* Eriks. (Journ. Agr. Research. 1921. 22, 151—171. Pl. 21.)  
**Puttick, G. F.**, s. unter Fortpflanzung und Vererbung.

### Flechten.

- Bachmann, E.**, s. unter Physiologie.  
**Zahlbruckner, A.**, Catalogus lichenum universalis. Bd. I (Lief. 3), 321—480. Leipzig. 1922.

### Moose.

- Dupler, A. W.**, The air chambers of *Reboulia hemisphaerica*. (Bull. Torrey Bot. Club. 1921. 48, 241—252.)  
**Evans, A. W.**, The genus *Riccardia* in Chile. (Transact. Connecticut Akad. Arts-Sc. 1921. 25, 93—209. 13 Fig.)  
**Malta, N.**, Ökologische und floristische Studien über Granitblockmoose in Lettland. (Acta Univ. Latviensis. 1921. 1, 108—124.)  
**Wehrhahn, W.**, Flora der Laub- und Lebermoose für die Umgebung der Stadt Hannover. Hannover. 1921. 126 S. 1 Übersichtsk., 10 Taf.

### Farnpflanzen.

- Haberlandt, G.**, s. unter Fortpflanzung und Vererbung.  
**Steil, W. N.**, The development of prothallia and antheridia from the sex organs of *Polypodium irioides*. (Bull. Torrey Bot. Club. 1921. 48, 271—278. Taf. 4.)  
**Takamine, N.**, Some observations in the life history of *Isoetes*. (Bot. Magazine. 1921. 35, 188—190.)

### Angiospermen.

- Borza, Al.**, Note critice asupra speciei colective *Melampyrum nemorosum* si formele inrudite din România. (Contribut. Bot. din Cluj. 1921. 1, 141—146.)  
**Dastur, R. H.**, Notes on the Development of the Ovule, Embryo Sac and Embryo of *Hydnora africana* Thunb. (Transact. R. Soc. of South Africa. 1921. 10, 27—31. 13 Textfig.)  
**Frisendahl, A.**, *Myricaria germanica* (L.) Desv. (Act. Fl. Sueciae. 1921. 1, 267—304. 28 Textfig., 1 Karte, Taf. 17.)  
**Garcke, A.**, Illustrierte Flora von Deutschland. Zum Gebr. auf Exkursionen, in Schulen u. zum Selbstunterricht. 22. verb. Aufl., herausg. von Dr. Franz Niedenzu. P. Parey, Berlin. 1922. VIII + 860 S. 770 Abb.  
**Gatin, C. L.**, De l'embryon et de la germination des *Aracées*. (Ann. sc. nat. Bot. 10. sér. 1921. 3, 145—169. 10 Pl.)  
**Gilg, E.**, und **Benedikt, Ch.**, Die bis jetzt aus Mikronesien und Polynesien bekannt gewordenen *Loganiaceen*. (Engl. Bot. Jahrb. 1921. 56, 540—557. 3 Fig.)  
**Henderson, M. W.**, s. unter Ökologie.  
**Kränzlin, Fr.**, *Orchidaceae-Monandreae*. *Tribus Oncidiinae*. *Odontoglossene* Pars I. (Pflanzenreich. H. 80, IV, 50. Leipzig. 1922. 344 S. 29 Fig.)  
**Mathiesen, Fr. J.**, *Scrophulariaceae*. (The structure and biology of arctic flowering plants. 15.) (Meddelelser om Grönland. 1921. 37, 361—507. 46 Textabb.)  
**Mez, C.**, *Stylagrostis*, novum Graminearum genus. (Bot. Archiv. 1922. 1, 20.)  
—, Die *Myrsinaceen* Mikronesiens. (Engl. Bot. Jahrb. 1921. 56, 535—539.)  
**Schlechter, R.**, Die *Elaeocarpaceen* von Mikronesien. (Ebenda. 562—564.)  
—, Die *Asclepiadaceen* von Mikronesien. (Ebenda. 565—569.)  
—, Die *Scrophulariaceen* von Mikronesien. (Ebenda. 570—575.)  
—, Die *Gesneraceen* von Mikronesien. (Ebenda. 576—577.)  
**Sprague, T. A.**, Alphabetical list of *Nomina Conservanda* (Phanerogamae). (Kew Bull. 1921. 321—326.)  
**Trelease, W.**, The Peltate *Peperomias* of North America. (Bot. Gazette. 1922. 73, 133—147.)

- Ulbrich, E., Benennung und Formenkreis des Besenginsters. (Mitt. D. Dendrol. Ges. 1921. 31, 129—137. Taf. 7, 8.)
- Zahn, K. H., Compositae-Hieracium. Sect. XVI. Tridentata (Forts. u. Schluß) bis Sect. XXXIX. Mandonia. (Pflanzenreich. H. 79, IV, 250. Leipzig. 565—1146. 20 Fig.)

## Pflanzengeographie und Floristik.

- Blatter, E., Flora Arabica. II. Leguminosae-Compositae. (Records Bot. Survey Ind. 1921. 8, 123—282. 1 Karte.)
- Cajander, A. K., Ein pflanzengeographisches Arbeitsprogramm, in Erinnerung an Johan Peter Norrlin. (Acta Soc. pro Faun. et Fl. Fenn. 1921. 49, 4, 1—28.)
- , Zur Frage der gegenseitigen Beziehungen zwischen Klima, Boden und Vegetation. (Acta Forest. Fenn. 1921. 21, 32.)
- , Zur Kenntnis der Einwanderungswege der Pflanzenarten nach Finnland. (Ebenda. 16.)
- Lämmermayr, L., Legföhrenwald und Grünerlengebüsch. Eine vergleichend ökologische Studie unter besonderer Berücksichtigung der Lichtstimmung der Bestandesbildner und der Beleuchtungsverhältnisse ihres Unterwuchses. (Denkschr. Akad. d. Wiss. Wien. 1921. 97, 55—90. 6 Textfig.)
- Schalow, E., Zur Entstehung der schlesischen Schwarzerde. (Beih. z. Bot. Centralbl. Abt. II. 1921. 38, 466—473.)
- Wangerin, W., Bericht üb. d. Untersuch. d. Pflanzenwelt westpreußischer Moore. (Mitt. d. westpreuß. Provinzialkomitees f. Naturdenkmalpflege. 1921. Nr. 4. 38—47.)
- , Ein neues Moorschutzgebiet im Danziger Freistaat. (Mitt. d. Vereinigung f. Naturschutz u. Naturdenkmalpflege i. Geb. d. Freien Stadt Danzig. 1921. Nr. 2. 5 S.)
- Wehrhahn, W., s. unter Moose.

## Palaeophytologie.

- Krasser, F., Die von Ing. Karl Mandl (Wien) bei Nikolsk-Ussurijsk entdeckten Jurapflanzen. (Anz. Akad. d. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. 58, Nr. 25, 4 S.)
- , Studien über die fertile Region der Cycadophyten aus den Lunzer Schichten: Macrospophyle. (Denkschr. Akad. d. Wiss. Wien. 1921. 97, 1—32. 1 Taf.)
- Lindenbein, H. A. R., Une flore marine sapropélique de l'Ordovicien moyen de la Baltique. (C. R. Soc. Phys. et d'Hist. nat. Genève. 1921. 38, 60—63.)

## Teratologie und Pflanzenkrankheiten.

- Berend, Pflanzenpathologie und Chemotherapie. (Angew. Bot. 1921. 3, 241—253.)
- Handbuch der Pflanzenkrankheiten. Begr. v. P. Sorauer, vierte, vollst. neubearb. Aufl., hrsg. v. Paul Graebner, G. Lindau u. L. Reh. Bd. 2: Die pflanzlichen Parasiten. T. 1. Unter Mitwirkung v. E. Riehm, hrsg. v. G. Lindau. Parey, Berlin. 1921. 382 S. 50 Textabb.
- Hopkins, E. F., Studies on the Cercospora leaf spot of bur clover. (Phytopathology. 1921. 11, 311—318. Taf. 13/14. 3 Textfig.)
- Kendrick, J. B., and Gardner, M. W., Seed transmission of soybean bacterial blight. (Ebenda. 340—342. Taf. 17.)
- Kristofferson, K. B., On the relation between sugar content and winter rot in the garden carrots. (Bot. Notiser. 1921. 149—163.)
- McKay, M. B., Transmission of some wilt diseases in seed potatoes. (Journ. Agr. Research. 1921. 21, 821—848. Pl. 139—141.)
- Richards, B. L., Pathogenicity of Corticium vagum on the potato as affected by soil temperature. (Ebenda. 459—482. Pl. 88—93.)
- Walker, I. C., and Jones, L. R., Relation of soil temperature and other factors to onion smut infection. (Ebenda. 22, 235—261. Pl. 25—27.)



## Angewandte Botanik.

- Bánó, E. de**, Tropische Gewächse und ihr Anbau in Mexiko. Hrsg. von Emil Neuberth, Hannover. 1922. 35 S. Bauern-Bücherei. H. 13.
- Fischer, H.**, Zur Kritik der Kohlensäuredüngung. (Angew. Bot. 1921. 3, 269—275.)
- Fruwirth, C.**, und **Roemer, Th.**, Einführung in die landwirtschaftliche Pflanzenzüchtung. Parey, Berlin. 1921. 150 S. 27 Textabb., 4 Taf.
- Grundner, F.**, Die Anbauversuche mit fremdländischen Holzarten in den braunschweigischen Staatsforsten. (Mitt. D. Dendrol. Ges. 1921. 31, 19—68.)
- Record, S. J.**, Bibliography of the Woods of the World (Exclusive of the Temperate Region of North America). With Emphasis on Tropical Regions. New Haven, Conn. 1922. 28 S.
- Russell, E. J.**, Soil Conditions and Plant Growth. New York. 1921.
- Stout, A. B.**, s. unter Fortpflanzung und Vererbung.
- Versuche** zur Bekämpfung der Ölfruchtschädlinge. P. Parey, Julius Springer, Berlin. (Auslieferung durch P. Parey.) 1921. (49 S. mit Abb.) 8° = Mitteilungen aus d. Biologischen Reichsanstalt f. Land- u. Forstwirtschaft. H. 22.
- Woodard, J.**, Sulphur as a Factor in Soil Fertility. (Bot. Gazette. 1922. 73, 81—109.)

## Technik.

- Abderhalden, E.**, Handbuch d. biol. Arbeitsmethod. Abt. 11: Methoden zur Erforschung d. Pflanzenorganismus. Berlin-Wien. 1922.
- T. 1: Allgemeine Methoden. H. 3. (S. 191—394 mit Fig.) Lief. 58.
- Linsbauer, K.**, Methoden d. pflanzt. Reizphysiologie: Tropismen u. Nastieen. Schröter, C., Die Aufgaben d. wissenschaftl. Erforschung in Nationalparks. T. 2: Spezielle Methoden. H. 2. (S. 445—654.) Lief. 59.
- Grafe, V.**, Methodik zur Beeinflussung d. Samenkeimung u. d. Wachstums von Keimpflanzen.
- Vouk, V.**, Methoden zum Studium d. Wachstums d. Pflanzen u. seiner Beeinflussung.
- Weber, F.**, Methoden d. Frühtreibens von Pflanzen.
- Grafe, V.**, Das Sterilisieren höherer lebender Pflanzen.
- Pringsheim, E. G.**, Methoden d. Sand- u. Wasserkultur höherer Pflanzen.
- Becher, S.**, Untersuchungen über Echtfärbung der Zellkerne. Berlin. 1921. 318 S.

## Verschiedenes.

- Borza, Al.**, Bibliographia botanica Romaniae anni 1921, cum nonnullis additamentis ad bibliographiam annorum 1914—1920. (Bull. d'inform. du Jard. et du Musée Botan. univ. de Cluj. Roum. 1921. 1, 87—91.)
- Morstatt, H.**, Bibliographie der Pflanzenschutzliteratur. Die Jahre 1914—1919. Biologische Reichsanstalt für Land- und Forstwirtschaft in Berlin-Dahlem. Berlin. 1921. VIII + 463 S.

## Personalsnachricht.

Der a. o. Prof. Dr. Kurt Noack in Bonn wurde als o. Prof. der Botanik nach Erlangen (Nachfolger des nach Marburg übersiedelnden Prof. Claußen) berufen.



# Neue Veröffentlichungen

aus dem Verlag von Gustav Fischer in Jena

**Die forstlichen Lepidopteren.** Systematische und biologische Uebersicht sämtlicher schädlichen und der harmlosen Arten des deutschen Sprachgebietes unter Mithinberücksichtigung wichtiger außerdeutscher paläarktischer Arten. Zum Gebrauch für Zoologen, Forstwirte und Studierende der Forstwissenschaft, sowie für Freunde der Entomologie. Von Dr. **Max Wolff**, o. Prof. d. Zool. an d. forstl. Hochschule in Eberswalde, u. Dr. **Anton Kranze**, Assistent a. d. Hauptstation d. forstl. Versuchswesens f. Preußen, Eberswalde. VIII, 337 S. gr. 8° 1922 Mk 100.—, geb. Mk 125.—

**Die Zeichenkunst im Dienst der beschreibenden Naturwissenschaften.** Von **Ferdinand Bruns**, Zeichenlehrer am Realgymnasium in Barnbeck-Hamburg. Mit 6 Abbildungen im Text und 44 Tafeln. VIII, 100 S. 4° (30×23 cm). 1922 Mk 90.—, geb. Mk 115.—

Inhalt: Einleitung. — Das Zeichnen der „Primitiven“. — Zeichnen nach ebenen Gebilden: 1. Blattformen. 2. Schmetterlingsflügel. 3. Die Verwendung der Hinweisstriche. 4. Das Kopieren. 5. Das Zeichnen nach ebenen Schnitten. — Zeichenapparate. — Reproduktionstechnik: Die photomechanischen Reproduktionsmethoden (Lichtdruck, Autotypie, Strichätzung). — Zeichnen nach räumlichen Gebilden: 1. Das Projektionszeichnen (Blattspurstränge, Blütengrundrisse). 2. Blattüberschneidungen (Gedrehte und gewundene Achsengebilde). 3. Die Perspektive (Blütenstände). — Die Silhouette. — Schwarz-Weiß-Malerei. — Licht und Schatten. — Spiegelung und Reflex. — Das Zeichnen nach mikroskopischen Präparaten. — Das Wandtafelzeichnen. — Aus der Geschichte des naturwissenschaftlichen Zeichnens. — Namen- und Sachverzeichnis.

In diesem Buche ist von der Zeichenkunst nur insoweit die Rede, als sie in erster Linie dem Naturwissenschaftler Dienste leisten kann. Es vermittelt ein Lehrverfahren, das sich zum Ziele setzt, den Zeichner zu befähigen, solche Gegenstände mit den Ausdrucksmitteln der Zeichnung und der Malerei nachzubilden, deren Betrachtung Aufgabe der beschreibenden Naturwissenschaften ist, oder Ideen auszudrücken, die dem Arbeitsbereich dieser Wissenschaften angehören.

Das vorliegende Werk ist durchaus wissenschaftlich orientiert und in der Problemstellung und Durchführung vollkommen original und füllt eine Lücke, die nicht nur in der deutschen Literatur, sondern auch im ausländischen Schrifttum allgemein vorhanden ist. Es dürfte allen wissenschaftlich Arbeitenden, die Abbildungen herzustellen haben, große Dienste leisten und namentlich für naturwissenschaftliche Autoren ein schätzbares Unterrichtswerk bilden.

**Exkursionsflora von Java.** Umfassend die Blütenpflanzen, mit besonderer Berücksichtigung der im Hochgebirge wildwachsenden Arten. Im Auftrage des Holländischen Kolonialministeriums bearbeitet von Dr. **S. H. Koorders**. IV. Band: **Atlas. 2. Abteilung: Familie 20—21.** Herausgegeben von Frau **A. Koorders-Schumacher**. S. 88—164 (Fig. 191—355) und Register. 1922 Mk 20.—

Eine wichtige Ergänzung zu der in drei Textbänden vorliegenden „Exkursionsflora von Java“ (1911/12) soll ein Atlas als vierter Band bilden. Der bereits vor dem Kriege erschienenen ersten Lieferung des Atlas sollen die weiteren mit kurzen Unterbrechungen folgen. Im ganzen wird der Atlas mit seinen ausgezeichneten bildlichen Darstellungen aus etwa fünfzehn Lieferungen bestehen. Sammler, Bibliotheken und Botaniker, welche die Textbände bereits besitzen oder diesem Werke Interesse entgegenbringen, werden die neue Lieferung begrüßen.

Früher erschien:

Erster Band: **Monokotyledonen.** Mit 30 Abbildungen im Text, 1 chromolithograph. Tafel u. 6 Lichtdrucktafeln. XXV, 413 S. gr. 8° 1911 Mk 216.—  
Zweiter Band: **Dikotyledonen (Archichlamydeae).** Mit 90 Abbildungen im Text und 7 Lichtdrucktafeln. VI, 742 S. gr. 8° 1912 Mk 324.—  
Dritter Band: **Dikotyledonen (Metachlamydeae).** Mit 19 Abbildungen im Text, 4 Karten und 6 Lichtdrucktafeln. IX, 498 S. gr. 8° 1912 Mk 252.—  
Vierter Band: **Atlas. 1. Abteilung: Familie 1—19.** III, 81 S. gr. 8° 1913 Mk 22.50

Von März 1922 ab erscheint im Auftrage der Deutschen Zoologischen Gesellschaft unter dem Titel

# Zoologischer Bericht

eine neue zoologische Zeitschrift, deren Herausgabe auf der Versammlung in Göttingen beschlossen war. Die Hefte 1 und 2 gelangten soeben zur Ausgabe.

Mit der Begründung des „Zoologischen Berichtes“ wird einem von vielen Seiten geäußerten Wunsche entsprochen und eine Zeitschrift geschaffen, die den Leser in Form von kurzen Referaten und Literaturübersichten über alle Erscheinungen des In- und Auslandes auf dem Gebiete der allgemeinen Zoologie — soweit es zurzeit möglich ist — zuverlässig und rasch unterrichtet. Die Herausgabe erfolgt durch Herrn Prof. Dr. C. Apstein-Berlin und unter Mitwirkung von Prof. Dr. E. Korschelt-Marburg, Prof. Dr. P. Mayer-Jena, Prof. Dr. J. Schaxel-Jena und Prof. Dr. W. Schleip-Würzburg.

Der Preis für den Band beträgt Mk 240.— für Deutschland und Oesterreich, Mk 480.— für das Ausland mit hochwertiger Währung.



# ZEITSCHRIFT FÜR BOTANIK

HERAUSGEGEBEN

VON

HANS KNIEP UND FRIEDRICH OLTMANN

14. JAHRGANG

HEFT 6

MIT 3 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 2 TAFELN



JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1922

---

Monatlich erscheint ein Heft

---

Alle für die Zeitschrift bestimmten Sendungen (Manuskripte, Bücher usw.)  
bitten wir zu richten an

Herrn Geh. Hofrat Prof. Dr. Oltmanns, Freiburg i. Br., Jacobistr. 23

# Inhalt des sechsten Heftes.

I. Originalarbeit.	Seite
<b>E. Hannig, Untersuchungen über die Harzbildung in Koniferen-</b> <b>nadeln. Mit 3 Abbildungen im Text und Tafel III und IV . . .</b>	<b>385</b>
<b>II. Besprechungen.</b>	
Blaauw, A. H., Over de Periodiciteit van <i>Hyacinthus orientalis</i> . . .	434
Böttger, Hildegard, Über die Giftwirkung der Nitrates auf niedrigere Organismen . . .	427
Briosi, G., e Farneti, R., Sulla moria dei castagni (mal dell' inchiostro) . . .	426
Chamberlain, Charles J., Growth rings in a Monocotyl . . .	433
Coulter, John, M., and Land, W. J. G., A homosporous american <i>Lepidostrobis</i> <i>Fischer</i> , H., Physiologische Leistungen primitivster Organismen in ihrer stammesgeschichtlichen Bedeutung . . .	431 425
Heimann-Winowar, Paula, Beiträge zur Embryologie von <i>Colchicum au-</i> <i>turnale</i> L. . .	432
Hunziker, Jacob, Beiträge zur Anatomie von <i>Rafflesia Patma</i> . Bl. . .	439
Kunkel, L. O., A possible causative agent for the mosaic disease of corn . . .	428
Leeuwen, Docters van W., The galls of »Krakatau« and »Verlaten eiland« (desert island) in 1919 . . .	430
Luyten, Ida, De Periodiciteit van de Knopontwikkeling bij den Pruim . . .	434
—, en Versluys, Martha C., De Periodiciteit van de Knopontwikkeling bij <i>Rhododendron</i> , <i>Azalea</i> en <i>Syringa</i> . . .	434
Potthoff, Heinz, Zur Entwicklungsgeschichte der Gattungen <i>Chromatium</i> und <i>Spirillum</i> . . .	425
Schoen, Max, Entwicklungsgesch.-cytologische Untersuchungen über die Pollenbildung und Bestäubung bei einigen <i>Burmannia</i> -Arten . . .	439
Skottsberg, Carl, Botanische Ergebnisse der schwedischen Expedition nach Patagonien und dem Feuerlande 1907 bis 1909. VIII. Marine Algae, 1. <i>Phaeophyceae</i> . . .	422
Steinmann, G., Rhätische Floten und Landverbindungen auf der Südhalbkugel . . .	430
Umiker, Otto, Entwicklungsgesch. cytologische Untersuchungen an <i>Helosis</i> <i>guyanensis</i> Rich. . .	439
Wells, B. W., Evolution of <i>Zooecidia</i> . . .	429
<b>III. Neue Literatur . . . . .</b>	
<b>IV. Personalnachrichten . . . . .</b>	

---

Verlag von Gustav Fischer in Jena

---

Soeben erschien:

## Die Theorien der Oenotheraforschung

Grundlagen zur experimentellen Vererbungs- und Entwicklungslehre

Von

**Ernst Lehmann**

Professor der Botanik an der Universität Tübingen

Mit 207 Abbildungen im Text und einem Bildnis von Hugo de Vries

XVIII, 526 S. gr. 8°. 1922 Mk 140.—

Seit de Vries steht die Oenotherenforschung im Mittelpunkt des biologischen Problems der Artbildung durch Mutation und Bastardierung. Es ist von höchstem Interesse zu sehen, wie neben der historischen auch die strukturelle Arbeitsrichtung durchdringt und über das Studium von Mutation und Bastardierung die strukturelle Forschung immer mehr hervortritt und an Bedeutung gewinnt. Der für die allgemeine Biologie der Gegenwart typische Uebergang von der historischen Forschung zur strukturellen besitzt an Oenothera sein vorzüglichstes Paradigma. Diesen Vorgang innerhalb der Gattung Oenothera zu verfolgen, ist die Aufgabe des vorliegenden Buches. Es ist für Biologen jeder Richtung von größter Bedeutung.

# Untersuchungen über die Harzbildung in Koniferennadeln.

Von

E. Hannig.

Mit 3 Abbildungen im Text und Tafel III und IV.

In den tierischen Drüsenzellen, die stets auf der sezernierenden Seite membranlos sind, wird das Sekret im Zytoplasma gebildet, um dann auf verschiedene Weise nach außen befördert zu werden (vgl. A. Meyer, 1920, 310). Für die Pflanzendrüsen<sup>1</sup> liegen die Verhältnisse dadurch verwickelter, daß in den Sekretionsgang die Zellmembran eingeschaltet ist, die bekanntlich der Schauplatz mannigfacher chemischer Umsetzungen sein kann.

Nur in vereinzelten Fällen wurde bisher bei pflanzlichen Drüsen das Auftreten des Sekretstoffes innerhalb der Zellen angegeben (Gummiharzbildende Kolleteren, Hanstein, 1868, Hautdrüsen von *Ononis spinosa*, Behrens, 1886, 400<sup>2</sup>, Groom, 1893, 255), und diese Angaben erscheinen ungewiß, da sie später bestritten oder in Zweifel gezogen wurden (Tschirch, 1900, 1906, Tunmann, 1900, 14ff., A. Meyer, 1920, 311). Bei den meisten Drüsenzellen konnte das Sekret überhaupt nicht innerhalb der Protoplasten gefunden werden, sondern wurde, vor dem Erscheinen auf der Drüsenoberfläche, entweder zuerst innerhalb der Membran (Wachsdrüsen, De Bary, 1871, Gummischleim abscheidende Kolleteren, Hanstein, 1868), oder im Zwischenraum zwischen Zellulosewand und Cuticula (Drüsenhaare, de Bary, 1877) beobachtet. Über die Deutung dieser Erscheinung gingen die Meinungen auseinander. Die einen hielten es für das Wahrscheinlichste, daß das Sekret unter dem Einfluß des lebenden Protoplasten durch chemische Vorgänge innerhalb der

<sup>1</sup>) Definition, s. A. Meyer, 1920, 310.

<sup>2</sup>) Vgl. Haberlandt, 1918, 542.



Membran gebildet werde (Hanstein, 1868, de Bary, 1871, 592, Haberlandt, 1918, 477, A. Meyer, 1920, 310), andere neigten mehr der Ansicht zu, daß der Ausscheidungsstoff im Plasma aufgebaut, aber sofort nach seiner Entstehung abgeschieden werde, und sich deshalb erst außerhalb des Protoplasten in mikroskopisch sichtbarer Menge anhäufe (Rothert, 1913, 1214).

Im Jahre 1900 hat nun Tschirch eine neue Theorie der Sekretbildung aufgestellt, die sich an die de Barysche anlehnt, sich aber mit den herrschenden Anschauungen über Chemie und Biologie des Zellstoffwechsels schwer in Einklang bringen läßt. Nach T.s Meinung soll das Sekret in einem außerhalb der Zelle auftretenden Schleimbeleg der von ihm als »resinogene« Schicht bezeichnet wird, gebildet werden (Tschirch, 1900, 359 ff.).

Es soll dies »eine eigenartige der Wand aufgelagerte Schicht« sein, »die nicht Harz war, in die aber Harz sich eingelagert findet«. T. glaubte sie bei zahlreichen Harzbehältern verschiedener Umbelliferen, Araliaceen, Kompositen, Koniferen usw. nachweisen zu können. Da er in den sezernierenden Zellen dieser Drüsen niemals ölige Tropfen oder Harz fand, schloß er, daß die genannte Schleimschicht das Laboratorium der Harzbereitung sei. »In ihr, nicht aus ihr wird der Harzbalsam gebildet, und zwar aus den ihr von den sezernierenden Zellen zugeführten resinogenen Substanzen« (Tschirch, 1906, 1131). Diese Untersuchungen haben dadurch im Laufe der Jahre ein besonderes Gewicht erhalten, daß sie von Tschirch und einer großen Zahl seiner Schüler nicht nur auf alle wichtigeren harzbildenden Pflanzen, sondern auch auf die ölbildenden Sekretbehälter, die Ölzellen, Drüsenhaare, Kolleteren, auf Kern- und Wundholzbildung usw. ausgedehnt wurden, und daß T. angibt, überall eine resinogene oder wie er sie nun nannte »secretogene« (Tschirch, 1917, 11) Schicht oder analoge Gebilde gesehen zu haben. (Lit. darüber s. Tschirch, 1906, 1095 und 1096, Anm.) Auf Grund dieser erweiterten Feststellungen sprach sich T. nun auch bestimmter als zu Anfang über die resinogene Schicht aus und erklärte ihre merkwürdigen Fähigkeiten dadurch, daß sie sekretbildende Enzyme enthalte (Tschirch, 1917, 86). »Dieses Verhalten erweitert ...

unsere Kenntnisse . . . von den Leistungen der Membran, die zugunsten des Plasmas bisher hintangesetzt wurden. Sie verwischt gewissermaßen die Grenzen zwischen Zellinhalt und Zellmembran und bringt dadurch die pflanzliche Zelle der tierischen näher.\* (Tschirch, 1908, 89.) Es ist begreiflich, daß Tschirchs beharrliche Forschung und Betonung seiner Anschauungen auf die Botaniker nicht ohne Einfluß blieb und mit der Zeit wenigstens die Ansicht, daß die Sekrete nur in einer schleimigen Schicht außerhalb der Zelle in nachweisbarer Menge auftreten für wahrscheinlich gehalten wurde (Rothert, 1913, 1214, Küster, 1915, 769, Haberlandt, 1918, 503), wenn auch die meisten Forscher Ts. Folgerungen in bezug auf die chemische Aktivität der Schleimschicht skeptisch gegenüberstanden (Euler, 1909, 234, Rothert, l. c., Reinitzer, 1913, 12, Haberlandt, l. c., A. Meyer, 1920, 311). Weniger Bedenken in bezug auf diesen Punkt hatte Czapek (1921, 589), der schreibt: »Heute ist es schwer, über die Tragweite der wichtigen Untersuchungen Tschirchs ein abschließendes Urteil zu fällen . . . und ich halte Tschirchs Feststellung, daß der Schleim in gewissen Membranschichten zuerst sichtbar zu werden pflegt, für sehr bedeutungsvoll. Wenn es sich auch kaum angeben läßt, wo die weitere Forschung über die Sekretbildung einzusetzen haben wird, wird man schon jetzt dessen eingedenk sein müssen, daß möglicherweise chemische Wirkungen vom Plasma ausgehend, in allen Wandschichten entfaltet werden. daß katalytische Wirkungen mannigfaltiger Art im Spiele sind, und daß die unbekannten Bildungsmaterialien der Sekrete sowohl unter den Membransubstanzen selbst, als auch in Stoffen, die vom Cytoplasma aus in die Membran eindringen, geboten sein können.«

Trotz der Auffälligkeit der Tschirchschen Angaben wurde nur einmal von anderer Seite eine genauere Nachprüfung seiner Beobachtungen vorgenommen<sup>1</sup>. E. Schwabach untersuchte die Harzbehälter von Koniferennadeln, auf die sich auch Tschirchs Angaben beziehen, und fand im Gegensatz zu Tschirch in den Epithelzellen zahlreicher Pinus-, Abies-, und Juniperusarten Harztröpfchen, die sich mit Kupferacetat grün färbten. Diese

<sup>1</sup>) Eine gelegentliche Bemerkung findet sich bei Heller (1904, 31), der angibt, daß er öfters in den die Harzgänge auskleidenden Zellen Harztröpfchen gefunden habe.

Beobachtungen erklärt sich T. durch die Annahme, »daß die gefärbten Tropfen in die sezernierenden Zellen entweder durch Präparation gelangt, oder, wenn doch vorhanden, überhaupt nicht Harzbalsam, sondern fettes Öl seien,« und schrieb später zu der Bemerkung von Frau Schwabach, daß jeder Zweifel hinsichtlich des Auftretens der Harztröpfchen in den Zellen ausgeschlossen sei: »Ich halte das keineswegs für ausgeschlossen. Denn die Erfahrung an Tausenden von Präparaten hat mich ganz im Gegenteil gelehrt, daß es außerordentlich schwierig ist, ein Verschmieren des Harzbalsams zu vermeiden, und zunächst wird dasselbe natürlich in die dem Kanal benachbarten Zellen hineingeführt werden. Für mich sind daher nur jene Fälle von Beweiskraft gewesen — und ihre Zahl ist Legion — wo in sezernierenden Zellen kein Harzbalsam sich fand« (l. c. 1131).

### Untersuchungs-Methode.

Um die Struktur des Inhalts der Harzkanäle beim Fixieren nach Möglichkeit zu schonen, mußte eine Verletzung der Gänge, bei der das Harz eventuell auch aus den Epithelzellen ausfließen konnte, vermieden werden. Von diesem Gesichtspunkt aus wurden Koniferennadeln, im allgemeinen nur solche von Abiesarten (*Abies Nordmanniana*, *A. pectinata*, *A. grandis*, *A. balsamea*) als Untersuchungsmaterial gewählt. C. Zollikofer hat in einer besonderen Mitteilung (1917) festgestellt, daß die Harzgänge der Koniferennadeln in diesen an der Basis blind endigen, also nicht mit dem Harzkanalsystem der Rinde oder des Holzes in Verbindung stehen. Ich hatte bei mikroskopischer Untersuchung das gleiche gefunden und konnte dies Verhalten auch noch in sehr einfacher Weise experimentell bestätigen. Schneidet man ein Nadelblatt mit einem scharfen Instrument unter Wasser quer durch, so sieht man aus den geöffneten Sekretgängen langsam kleine Harztröpfchen austreten, die sich sofort in Wasser abrunden und an der Mündung der Harzgänge hängen bleiben. Ebenso kann man, am besten an solchen Nadeln, bei denen die Harzgänge dicht unter der Epidermis liegen (s. o.), nachdem man die Harzgänge durch Entfernen des Gewebes der Blattoberseite freigelegt hat, zeigen, daß bei der geringsten Verletzung mit der



Präpariernadel sofort Harztröpfchen aus der Wunde ausgepreßt werden und sich im Wasser kugelig abrunden. Löst man nun eine erwachsene Koniferennadel oder eine junge Nadel aus einer Knospe unter Wasser vorsichtig von der Zweigachse ab, dann bilden sich an der Abgliederungsstelle keine Tröpfchen. Schneidet man aber von der Basis der abgetrennten Nadel nach und nach kleine Stückchen ab, dann trifft man bald auf die blinden Enden der Harzkanäle und sieht jetzt aus der Mündung derselben Harztröpfchen hervorquellen.

Bei vorsichtigem Abbrechen der Nadel von der Zweigachse kann man also darauf rechnen, daß die Harzkanäle derselben unverletzt bleiben.

Es gilt nun das Harz in diesen Gängen nicht nur durch Färbung hervortreten zu lassen, sondern womöglich gleichzeitig zu härten. Tschirch hatte »ausschließlich relativ dicke Schnitte« untersucht und außerdem die Pflanzenteile zuvor langsam bei 100° getrocknet; dadurch wird das ätherische Öl am Orte seiner ursprünglichen Lage verharzt und die Harzbalsame werden fest, so daß sie »durch das Messer nicht oder nur schwer aus dem Behälter herausgerissen werden«. Zum Färben hatte er Alkana benützt, »die so stark verdünnt war, daß sie Harz nicht mehr löst und doch gut tingiert« (l. c. 1119). Diese Methode hatte den Nachteil, daß sie die feineren Zell- und Plasmastrukturen schädigen und die den Sekretgang füllenden Harzsubstanzen sowie eventuell in den Epithelzellen vorhandene Harztröpfchen zum mindesten in ihrer Gestalt stark verändern mußte. Um dem zu begegnen, kam es hauptsächlich darauf an, das Harz möglichst unverändert zu fixieren, wobei es vorerst unwesentlich war, ob die verwendete Methode nur Balsam oder zugleich auch fette Öle, Wachs usw. charakterisierte.

Als »gut brauchbar« für Koniferenharz bezeichnet Tschirch das von Franchimont eingeführte Kupferacetat, das auch von Tunmann (1913, 233) und Molisch (1921, 167) empfohlen wird, und das E. Schwabach ausschließlich verwendet hatte. Dieses Reagens wurde von mir zuerst allein, dann in Mischung mit anderen Fixiermitteln auf sein Verhalten gegenüber Koniferenharz in folgender Weise geprüft: Auf Objektträger wurden Harztröpfchen aus einer Nadel ausgepreßt, Umriß und Charakter

der entstehenden Schlieren gezeichnet, die Schlieren mit dem Fixiermittel betropft und von einem Deckgläschen bedeckt in einer feuchten Kammer gehalten. Es zeigte sich, daß in reinem Kupferacetat die Gestalt und Struktur der Schlieren auch in den feinsten Ausläufern unverändert blieben, das Acetat also geeignet war auch im Gewebe die Struktur des Harzvorkommens zu erhalten. Die Färbung begann schon nach  $\frac{1}{2}$  Stunde und erreichte nach etwa 24 Stunden die größte Intensität. Die dickeren Tropfen erschienen smaragdgrün, die dünnen Schlieren nur blaßblaugrün oder bläulich gefärbt. Man muß also bei der Beurteilung von gefärbten Präparaten letzteren Umstand berücksichtigen und darf nicht aus schwacher Färbung kleinerer Tropfen ohne weiteres schließen, daß sie kein Harz seien. (Tschirch, 1906, 1132.) — Legt man ganze Nadeln in Acetat, so zeigt sich, daß dasselbe von der Ablösungsstelle an der Nadelbasis über die ganze Breite der Nadel gleich schnell vordringt. Bei einer jungen Nadel von *Abies pectinata* von 10 mm Länge waren nach 48 Stunden etwa  $\frac{2}{3}$  der Nadel infiltriert, die Harzfäden der beiden Sekretgänge auf dieser Strecke leuchtend smaragdgrün, im übrigen farblos. Wurden die Blätter mit einem Skalpell längs der Mittelrippe gespalten oder mit einer Präpariernadel unter Schonung der Harzgänge durchbohrt, was sich bei den benützten Abiesarten leicht ausführen läßt, da die Lage der Harzgänge auf der Blattunterseite mit bloßem Auge gut erkennbar ist, so waren die Harzfäden schon nach 24 Stunden gleichmäßig tingiert. Die gegenteilige Angabe von Tunmann<sup>1</sup> erklärt sich vielleicht dadurch, daß er basisches, nicht neutrales Kupferacetat benutzte.

In den mit reinem Acetat gefärbten Nadeln war aber nach 10tägiger Behandlung der Harzfäden in den Gängen noch so weich, daß er sich zu langen Fäden ausziehen ließ. Es wurden daher Fixiermittel geprüft, die sich mit Kupferacetat, das der Färbung wegen nötig war, mischen ließen, und schließlich in einer Lösung von 1 % Chromsäure in ges. Kupferacetat eine Flüssigkeit gefunden, welche zugleich intensiv färbte und härtete.

<sup>1)</sup> »... trotz vieler Versuche mit allen möglichen Arten von Koniferennadeln, welche des besseren Eindringens der Lösung wegen überdies zerschnitten waren, ... war das Harz noch nach einem Monat gelb« (Tunmann, 1900, 10).

Chromsäure allein wirkt allerdings zerstörend auf die Harzschlieren, da es sie nach 12 bis 24 Stunden in gänzlich veränderte Massen mit zum Teil grobblasiger Struktur verwandelt. Werden aber auf dem Objektträger ausgestrichene Tropfen mit dem Gemisch von Chromsäure und Kupferacetat behandelt, dann färben sich die Harztröpfchen klar smaragdgrün und bleiben auch nach 24 oder 48 Stunden unverändert.

Bei in toto mit diesem Gemisch fixierten Nadeln war der harzige Inhalt der Kanäle nach 5 bis 6 Tagen nicht mehr in Fäden ausziehbar, sondern nur noch bröckelig wie wasserarme Gelatine und zeigte bei längerer Einwirkung glasartige Bruchfiguren. Ein Verschmieren von Harztröpfchen beim Präparieren über die Schnittfläche war also bei mit Chromsäure-Kupferacetat gehärtetem Material nicht mehr möglich. Das Fixiermittel hat jedoch den Nachteil, daß es sich mit der Zeit zersetzt und bei monatelanger Einwirkung die Harzmassen verändert. An Stelle der anfangs gleichmäßig grünen Harzfäden findet man dann z. B. solche, die nur noch eine schmale grüne Außenschicht besitzen, während der achsiale Teil in eine feinblasige, dunkel erscheinende Masse umgewandelt ist. Bei Materialien, die lange liegen bleiben sollen, muß also nach einigen Monaten oder sobald die Fixierung beendet ist, das Fixiermittel ausgewaschen und durch reine Kupferacetatlösung ersetzt werden.

### III. Zur Frage der resinogenen Schicht.

In Umbelliferen- und Kompositen-Rhizomen, sowie in jüngeren Blättern von *Abies pectinata* und *Nordmanniana*, „bei denen die Harzkanäle im Querschnitt noch aus vier Zellen bestehen“, löste Tschirch das Harz mittels Alkohol heraus, und fand dann noch einen kleinen Rückstand, der auf Wasserzusatz quoll und durch Alkohol sich kontrahierte, also den Charakter einer Schleimsubstanz besaß (1906, 1120). In späteren Stadien stellte er in der Mitte des Kanals eine rundliche oder ovale Höhle fest, „die meist Harzbalsam führt“, während „der nunmehr ziemlich stark herangewachsene Schleimbeleg der sezernierenden Zellen reichlich mit Harz durchtränkt ist“. Dieser Schleimbeleg, die „resinogene Schicht“, soll in typischen Fällen in Wasser so aufquellen, daß er bisweilen



nahezu den ganzen Kanal erfüllt« (l. c. 1122). »Das letztere ist nun freilich, wie es scheint, nur bei Kanälen der Fall, die noch nicht völlig entwickelt sind und wurde von mir bisher auch nur bei Umbelliferenkanälen beobachtet, aber eine Quellung ist fast immer zu beobachten« (l. c. 1128).

Ohne auf die Einzelheiten der Nachuntersuchung einzugehen, kann ich nur bestätigen, was E. Schwabach (1899, 419) festgestellt hat<sup>1</sup>, daß sich weder in jungen noch in älteren Nadeln von Abies-Arten auf dem von Tschirch angegebenen Wege ein Schleimbeleg in den Harzkanälen auffinden läßt. Wohl sind zuweilen in Alkohol abs. oder in einer Mischung von Alkohol und Äther unlösliche Reste des Harzfadens vorhanden, aber diese liegen — abgesehen von den unten beschriebenen »Hüllen« (vgl. S. 404) — weder an den Kanalwänden, noch sind sie in Wasser im geringsten quellbar.

Um noch auf eine andere als die von Tschirch angegebene Methode nach der resinogenen Schicht zu suchen, wurden die Harzkanäle jüngerer und älterer Nadeln in unverletztem lebenden Zustand untersucht. Gerade Nadeln vieler Abiesarten bieten die Möglichkeit hierzu, da bei ihnen, wie oben erwähnt, die Harzgänge nahe an der Epidermis der Blattunterseite, nicht tief im Mesophyll, liegen, daher auf der Blattunterseite in ihrem ganzen Verlauf hervortreten und sich durch Abspalten des Gewebes der Blattoberseite leicht auf genügend große Strecken unverletzt frei legen lassen<sup>2</sup>.

An solchen Präparaten läßt sich schön beobachten, daß der ganze Harzkanal erwachsener Nadeln von einer homogenen wasserklaren Flüssigkeit gleichmäßig bis zu den scharf erkennbaren Konturen der Epithelzellen erfüllt ist<sup>3</sup>. Von einer

<sup>1</sup> Vgl. auch Münch (1920, 38).

<sup>2</sup> Störende Mesophyllzellen können durch vorsichtiges Abkratzen mit dem Skalpell entfernt werden.

<sup>3</sup> In vielen Dutzenden solcher Präparate fand sich niemals Luft in den Kanälen, wie Franchimont angibt (1871, 432), der daraus schloß, daß Luft zur Harzbildung nötig sei. Bringt man durch Anschließen angeschnittener Nadeln an eine Luftpumpe und weitere geeignete Behandlung Luftblasen in einen Nadelgang, so erhält man nicht zu verkennende schwarz umränderte Blasenbilder. — Die häufig anzutreffenden Abbildungen von Harzkanälen nach Schnittpreparaten, in denen einzelne Tröpfchen liegen (z. B. Molisch, Fig. 76, S. 73), geben demnach ein falsches Bild von dem Auftreten des Harzes in den Harzkanälen.

Differenzierung in eine Schleimschicht, die schwächere Lichtbrechung zeigen müßte, und einen Harzkörper in der Achse des Ganges, ist nichts zu sehen.

Wichtiger als die Untersuchung erwachsener Kanäle, von denen Tschirch selbst angibt, daß ihre resinogene Schicht bald zugrunde ginge, ist diejenige ganz junger Nadeln, in denen der Harzkanal in Entwicklung begriffen ist. Tschirch hat besonders betont (z. B. 1906, 1116), daß das Harz auch in den jüngsten Entwicklungsstadien in den Gängen vorhanden sei, während es in den zugehörigen Epithelzellen fehle, und hat auch darin eine Stütze seiner Theorie der Harzbildung im Kanallumen gesehen. Er schreibt jedoch an anderer Stelle, daß in den jüngsten Entwicklungsstadien der Kanal mit Schleim erfüllt ist (Tschirch, 1906, 1121, Fig. 87, 1—6), der in etwas älteren Nadeln »der gegen den Kanal gerichteten Wand der Sezernierungszellen aufgelagert und gegen den Kanal hin durch eine scharfe Linie abgegrenzt sei« (l. c. 1120). Keine der beiden Angaben, deren letztere allerdings für die Umbelliferen zutreffen dürfte, konnte ich für die Abiesnadeln bestätigen.

Die ersten Stadien der Entwicklung der Harzkanäle sind an den Blattanlagen in der Nähe des Vegetationspunktes zu finden, schon in der Winterknospe, besser bei beginnender Entfaltung im Frühjahr. Die Anlagen der Gänge liegen an der Grenze des erst schwach ergrünzten Spreitenteiles und des ganz farblosen Nadelrandes und lassen in durchfallendem Licht Umriß und Inhalt der jungen Kanäle vollkommen deutlich erkennen (Abb. 1). Da die Nadel an der Basis, am »Blattgrund«, in die



Abb. 1. Blattanlage von *Abies grandis*, 1,5 mm lang. Harzkanäle an den Enden keulig angeschwollen, an der Basis in Entstehung begriffen.

Länge wächst, liegen die jüngsten Teile der Harzgänge am Nadelgrund. Hier sind die Wandzellen des Ganges eben erst im Auseinanderweichen begriffen, während in der Nähe der Nadelspitze schon schlauchförmige Interzellularräume von beträchtlichem Durchmesser zu sehen sind. (Abb. 1.) In solchen Kanälen lebender Blattanlagen findet man auch bei verhältnismäßig starker Vergrößerung (Zeiß, Oc. 3, Obj. F.) stets homogene Harzfäden,



Abb. 2. *Abies Nordmanniana*. Teil eines in Entwicklung begriffenen Harzkanals aus einer 8 mm langen Knospe.

die an engen Partien der Kanäle wie ölartige zähflüssige Tröpfchen sich mit konvexen Menisken abgrenzen, eventuell in die engen Spalten hinein sich in Form isolierter kleiner Striche oder Tropfen fortsetzen. (Abb. 2.)

Diese strich- oder punktartige Unterbrechung der Harzfäden zeigt, daß in den ersten Entwicklungsstadien kleine kapillare Teile der Harzgänge vorhanden sind, die noch kein Harz enthalten. Daß hier kein Schleim die Zwischenräume zwischen den Harzteilen ausfüllt, geht daraus hervor, daß bei Behandlung solcher Nadeln mit Sudanalkohol, worin der Schleim härter werden müßte, Harztröpfchen sich in den Interzellularspalten wie Öltröpfchen anscheinend ungehemmt verschieben, wie man bei Dauerbeobachtung solcher Präparate leicht feststellen kann. Die kapillaren Räume enthalten aber ebensowenig wie die erwachsenen Harzkanäle Schleim (s. o. S. 392), sondern eine klare Flüssigkeit, deren Natur allerdings nicht zu bestimmen war, deren Auftreten jedoch bei dem Harzbalsam, der aus Harz und Terpentin oder ähnlichen Lösungsmitteln zusammengesetzt ist, nichts Auffallendes hat. Vielleicht handelt es sich aber auch um denselben flüssigen Inhalt, der infolge Ausfließens von Harz bei Verwundung von Sekretgängen auftritt. Hier sieht man in mit Kupferacetat gefärbten Präparaten, daß längere Harzfadenstücke mit harzfreien Räumen abwechseln, die von einer klaren Flüssigkeit angefüllt sind. Da diese Flüssigkeit in demselben Augenblick im Harzkanal auftritt, in dem das Harz aus der Wunde



fließt<sup>1</sup>, ist anzunehmen, daß sie aus den Epithelzellen stammt, daß es sich also um eine wäßrige Flüssigkeit handelt, die bei der Regeneration des Harzfadens allmählich wieder von den Epithelzellen aufgenommen wird.

Man hat bei der Betrachtung des Inhalts der jungen Kanäle ohne weiteres den Eindruck, daß er nur aus Harzbalsam besteht, daß nicht nur kein schleimartiger Wandbeleg vorhanden ist, sondern daß auch dem Harzbalsam keine Spur von Schleimsubstanzen beigemischt ist. Schneidet man, um darüber Klarheit zu erhalten, die jungen Blattanlagen vorsichtig am Rande ein, so treten aus der Schnittfläche große, homogene, ölige Tröpfchen, die sich mit Osmiumsäure schwärzen, mit Sudan intensiv rot, mit Kupferacetat spangrün färben, während Schleim in diesen Tropfen und dem entleerten Kanal nicht zu sehen und nachzuweisen ist. Auch beim Ganzfärben der Nadeln mit Sudanglyzerin oder Kupferacetat werden die Harzfäden gleichmäßig rotgelb resp. spangrün, geben also gleichmäßig Harz-, jedenfalls nicht Schleimreaktion, wie es nach Tschirch sein müßte, noch weniger sieht man, daß ein zartes Grenzhäutchen, das nach seiner chemischen Reaktion in mancher Beziehung Ähnlichkeit mit der Kutikula



Abb. 3. *Abies grandis*. Stück eines Harzkanals aus einer 12 mm langen Nadel. a in frischem Zustand, b nach 26stündiger Behandlung mit Sudanalkohol.

hat, die resinogene Schicht mit scharfer Kontur nach innen abschließt (l. c. 1124). Läßt man eine Blattanlage längere Zeit in Sudanalkohol, dem man Glyzerin zusetzt, liegen, so löst sich im Laufe von ein bis zwei Tagen der harzige Inhalt allmählich auf, und man erhält dabei Bilder, die jeden Zweifel darüber, daß der Kanal nicht zuerst hauptsächlich mit Schleim erfüllt ist, ausschließen. Abb. 3a und b zeigen, wie beim allmählichen Verschwinden des Harzfadens neben dem Harzstrang in der Achse des Kanals noch Tröpfchen an den Wänden zurückbleiben, die,

<sup>1</sup> Z. B., wenn Nadeln direkt im Fixiermittel geköpft werden.

wie der Mittelfaden, in Sudan rot gefärbt sind und schließlich in der alkoholischen Lösung ganz verschwinden, was bei Schleimtröpfchen nicht möglich wäre. Entsprechende Bilder erhält man auch bei älteren und ausgewachsenen Nadeln, bei denen allerdings die resinogene Schicht rückgebildet sein oder ganz fehlen soll.

Auf zahlreiche andere hierher gehörige Beobachtungen (Behandlung junger und älterer Nadeln mit ges. Rohrzuckerlösung, verdünnten Alkalien, Salpeterlösungen usw.) braucht nicht weiter eingegangen zu werden, da die bereits angeführten zur Genüge dartun, daß die jüngeren wie die älteren Sekretgänge keinen Schleimbeleg enthalten können.

#### IV. Bau der erwachsenen Harzgänge.

Der Harzgang der Koniferen ist bekanntlich von einer doppelten Wandschicht eingeschlossen, deren innere Zellen als Epithel- oder Sekret-, deren äußere als Scheidenzellen (Schutzscheide nach Haberlandt, 1918, 484) bezeichnet werden. Die Epithelzellen sind bei erwachsenen Kanälen (*Abies*-Arten) langgestreckt, die Längswände mehr oder weniger stark gewellt (besonders ausgeprägt bei *A. grandis*), die Querswände an den oft T-artig verbreiterten Enden meist schräg gerichtet. Im Querschnitt des annähernd zylindrischen Harzkanals sind die Epithelzellen gestreckt, in der Richtung des Radius verhältnismäßig kurz und, jedenfalls im gefüllten Harzgang, nicht nach dem Kanallumen zu vorgewölbt. Die Radial- und inneren Tangentialwände sind gleich dünn, die äußeren Tangentialwände, welche an die Scheidenzellen angrenzen, ebenso wie deren Membranen, stärker verdickt. In den Epithelzellen sind bei *Abies*-Arten keine Tüpfel festzustellen, auch in den Scheidenzellen fehlen solche. Die Scheidenzellen sind meist wenig länger als die Epithelzellen, im Querschnitt aber größer, jedoch ihrerseits wieder beträchtlich kleiner als die Elemente des angrenzenden Mesophyllgewebes. Im Gegensatz zu den Epithelzellen sind die Scheidenzellen gradwandig und stoßen stets mit querstehenden Wänden aneinander.

Der Inhalt lebender Epithelzellen läßt sich auf Längsschnitten untersuchen, die man durch Abfegen mit einem feinen

Pinzel balsamfrei gemacht hat. Es zeigt sich (November), daß die ganzen Epithelzellen von einem homogenen, etwas milchig trüben Zellsaft erfüllt sind. In dem sehr dünnen Plasmaschlauch kann man, namentlich in der Nähe des Zellkerns, zahlreiche Mikrosomen und Plasmaströmung erkennen. Von irgendwelchem harzartigen Inhalt war in diesen lebenden Zellen nichts festzustellen.

## V. Die Bildung des Harzbalsams in den jungen Harzkanälen.

Über die Entstehung der jungen Harzgänge wurde schon im Abschnitt III gesprochen<sup>1</sup>. Es soll jetzt untersucht werden, was sich über den Ort der Bildung des Harzbalsams feststellen läßt.

Bei Blattanlagen von etwa 2—8 mm Länge, die von der Rückseite aus betrachtet wurden, waren die Sekretgänge gegen das Nadelende hin keulenförmig erweitert (s. o. S. 393, Fig. 1), während der ganze übrige Teil erst einen feinen kapillaren Kanal darstellte, der den Wölbungen und Zwickeln der Zellwände folgte. Harzbalsam war überall in den Gängen vorhanden, bildete aber, wie schon beschrieben (S. 394), zuweilen an den engsten Stellen noch keinen durchgehenden Harzfaden, sondern nur eine dichte Kette sehr kleiner Tröpfchen oder Fäden. Die Umrisse der Epithelzellen, die bemerkenswerterweise den übrigen Blattzellen im Wachstum vorausseilen, zeichnen sich, besonders nach dem Kanal zu, scharf ab. Ihr Inhalt läßt sich gleichfalls gut beobachten, da sie nur von wenigen Schichten durchsichtiger Zellen überdeckt sind, die große wasserklare Vakuolen enthalten. Bei genauer Einstellung des Profils der Epithelzellen zeigt sich, daß sie gleichmäßig von dichtem Plasma erfüllt sind, das durch zahlreiche winzige Körnchen fein punktiert erscheint. Irgendwelche größere, harzartige Tröpfchen wurden auch in diesen jungen, lebenden Epithelzellen nicht gesehen.

Ganz andere Bilder erhält man bei Untersuchung von Blattanlagen, die mit Chromsäure-Kupferacetat oder nur mit Kupferacetat fixiert sind.

In Nadeln von 5—8 mm Länge besteht die Wand des Harzganges im Querschnitt durchschnittlich aus 12—14 Epithelzellen,

<sup>1</sup>) Die Entwicklung an Querschnitten ist zu vergleichen bei N. J. C. Müller (1867, 385).



die Scheide ungefähr aus ebensovielen in tangentialer Richtung etwas größeren Zellen. Beide Gewebearten haben noch dünne Wände und sind mit embryonalem Plasma gefüllt, das einen großen ovalen Kern umschließt. Der Sekretraum wird von einem kompakten Harzfaden eingenommen, der, wenn er infolge der Präparation verletzt ist, glasartige Bruchstellen zeigt (Taf. III, Fig. 7). Die Protoplasten der Epithelzellen, sind nur wenig kontrahiert, in der Längsrichtung jedoch stärker als der Quere nach. Auf der dem Sekretraum zugewendeten Seite bieten manche von ihnen ein auffallendes Bild. Hier liegen, zwischen Zellwand und Protoplasma, perlschnurartig aneinander gereiht, dicke, smaragdgrüne oder blaugrüne Tropfen, die in ihrer Struktur und Färbung, und wie unten gezeigt werden soll, auch in chemischer Beziehung, mit dem Harzfaden übereinstimmen (Taf. III, Fig. 1). So gleichmäßig und dicht wie in diesen abgebildeten Zellen findet man die Tropfenausscheidungen jedoch nur selten. Manchmal sind zugleich größere und kleinere Tropfen vorhanden, die ohne Regel nebeneinander liegen (Taf. III, Fig. 2 u. 3, Pr.-Profil-, Fl.-Flächenansicht der Epithelzellen), oder es sind auch einige wenige bzw. nur ein Tropfen zu sehen (Taf. III, Fig. 4 u. 7). In anderen Fällen sind die Ausscheidungen nicht rundlich, sondern mehr oder weniger lang wulstförmig; zuweilen zieht sich eine zusammenhängende Sekretschicht über den ganzen Protoplasten hin (Taf. III, Fig. 5). Dementsprechend erscheinen die Tröpfchen auf Flächenbildern der Epithelwand oft annähernd gleich groß und so dicht gedrängt, daß sie sich an ihrer Basis gegeneinander abplatten (und nur bei vorsichtiger höherer Einstellung abgerundet nebeneinander liegen), oder sie sind mehr oder weniger unregelmäßig gestaltet, stoßen dicht aneinander oder liegen über die Fläche des Protoplasten zerstreut (Taf. III, Fig. 3). Man wird diese Bilder dahin deuten dürfen, daß die größeren Harzmassen durch Zusammenfließen einzelner Tröpfchen entstanden sind.

Die eben geschilderten Verhältnisse sind bis hinab zu den kleinsten Blattanlagen mit eben beginnender Harzbildung anzutreffen.

Auf Querschnitten durch den Sekretgang junger Nadeln erscheinen die Epithelzellen, je jünger der Entwicklungsstand, desto stärker nach dem Lumen des Kanals zu vorgewölbt und

tragen auf dieser Wölbung ihrer Protoplasten einzelne oder mehrere Tröpfchen oder Wülste (Taf. III, Fig. 6 u. Taf. IV, Fig. 20).

Zwischen den Sekrettropfen führenden Zellen oder Gruppen von ihnen liegen, in größerer oder geringerer Anzahl, sekretfreie Zellen (Taf. III, Fig. 7), und man kann oft auf langen Strecken der Kanäle oder auf vielen Querschnitten vergebens nach den Tröpfchen suchen. Hierin wird der Grund dafür liegen, daß diese Ausscheidungen früher übersehen wurden.

Schon aus der Form der Tropfenausscheidungen und ihrem regelmäßigen Auftreten nur auf der inneren, dem Kanal zugewendeten Oberfläche des Protoplasten geht mit Sicherheit hervor, daß es sich nicht, wie den Angaben von E. Schwabach entgegengehalten wurde (Tschirch, 1906, 1131), um verschmierte Tröpfchen handeln kann. Im übrigen hat der Beobachter mancherlei Mittel zur Hand, um sich über Charakter und Lage solcher Tröpfchen Gewißheit zu verschaffen; u. a. genügt es mit der Präpariernadel auf das Deckgläschen zu drücken, um festzustellen, ob die Harztröpfchen sich hin und her bewegen (eventuell über die Zellgrenze hinweg), oder ob sie, wie in unserem Falle, dem Protoplasten fest angeheftet sind. Verwendet man mit Chromsäure-Kupferacetat fixiertes Material, dann ist, wie schon oben erwähnt, der Harzbalsam der Gänge zu spröden Fäden erstarrt und damit jede Möglichkeit eines Verschmierens von Tropfen aus dem Harzkanal ausgeschlossen.

Um Gewißheit darüber zu erhalten, daß die Tropfenausscheidungen keine anomalen Bildungen darstellen, wurden Knospen von Bäumen verschiedener Standorte und verschiedener Abies-Arten, gesunde, durch Verdunkelung etiolierte oder irgendwie erkrankte, untersucht. Überall zeigte sich dasselbe Verhalten: In Nadeln bis zu 8 mm Länge waren die Tropfen auf Längsschnitten stets leicht nachzuweisen, zeigten aber dasselbe unregelmäßige Auftreten und waren daher auf Querschnitten schwerer wie auf Längsschnitten nachzuweisen.

Die Sekrettröpfchen liegen also nicht im Innern des Protoplasten (Schwabach, 1899, 299), sondern stets in sehr auffälliger Weise auf dem nach dem Sekretraum gerichteten Oberflächenstück des Epithelprotoplasten, das als Sekretfeld bezeichnet werden mag (Ausnahme vgl. unten S. 407).

## VI. Harztröpfchen in Epithelzellen älterer Nadeln.

Die Nadeln von *Abies pectinata* (*A. Nordmanniana*, *A. grandis*) können, wenigstens auf der Zweigunterseite, eine Länge von 30 (bzw. 35 oder 55) mm erreichen. Das Lumen ihrer Harzkanäle, das in Nadeln von etwa 2 mm einen Durchmesser von rund 20  $\mu$  aufweist, beträgt dann bei den drei *Abies*-Arten etwa 70, 80 bzw. 100  $\mu$ . Bei so bedeutender Zunahme des Harzinhaltes der Sekretgänge sollte man erwarten, daß die Harztröpfchen bei den in starkem Wachstum befindlichen Nadeln besonders deutlich hervortreten. Aber gerade das Gegenteil ist der Fall. Es kostet in größeren, in Streckung begriffenen Nadeln und noch mehr in ausgewachsenen, oft viel Mühe, die Sekrettröpfchen nachzuweisen. Auf Taf. III, Fig. 8 ist eine Sekretzelle aus einer 22 mm langen, einjährigen Nadel von *Abies Nordmanniana* im Profil, Taf. III, Fig. 9 von der Fläche gesehen, abgebildet. Die Sekrettröpfchen sind bei solchen Nadeln stets viel kleiner wie bei Nadeln von 2—8 mm Länge, und erscheinen auch schwächer, gewöhnlich blaß blaugrün gefärbt. In dazwischenliegenden Entwicklungsstadien sind die Tröpfchen beträchtlich größer und intensiver blaugrün. Große, flache Tropfen, die mehr oder weniger den ganzen Protoplasten überdecken, wurden bei älteren Nadeln niemals gefunden, auch niemals Epithelzellen, die so dicht mit Einzeltröpfchen übersät gewesen wären wie in den Taf. III, Fig. 1 abgebildeten Entwicklungsstadien.

## VII. Harz in mehrjährigen Nadeln.

In zwei- und mehrjährigen Nadeln ist es noch schwerer, das Sekret in den Epithelzellen nachzuweisen. Es treten hier oft so kleine Tröpfchen auf dem Protoplasten auf, daß man nach Form, Färbung und auch bei Behandlung mit Reagentien oft nicht mehr mit Sicherheit sagen könnte, ob es sich um Harztröpfchen handelt. Zuweilen finden sich aber doch auch bei diesen Nadeln größere, sicher zu bestimmende Harztröpfchen, die mit den kleinsten durch Übergänge verbunden sind, und damit den Schluß zulassen, daß auch jene harzige Sekrete darstellen.

Der Charakter dieser Ausscheidungen weicht aber von den Tröpfchen in den jugendlichen Kanälen bedeutend ab. Statt der



homogenen Tröpfchen sind hier meist feine, scharf konturierte Ringe zu sehen, die in unregelmäßiger Größe und Anordnung (Taf. III, Fig. 11) über die Oberfläche der Epithelzellen verteilt erscheinen. In der Seitenansicht der Sekretzellen (Taf. III, Fig. 10) zeigt sich, daß die scheinbaren Ringe Querschnittsbilder von hohlkugelartigen Gebilden sind, die wie die typischen Sekrettröpfchen nur am Sekretfeld auftreten. Im Gegensatz zu den Tropfen bei den jugendlichen Zellen ragen diese Bläschen nicht über die Oberfläche des Plasmaschlauchs nach außen in den Raum zwischen Plasmaschlauch und Membran, sondern nach innen in den Vakuolenraum vor. Behandelt man solche Zellen mit Chloralhydrat, dann sieht man die Blasen zuerst etwas anschwellen, dann sich außen napfförmig öffnen (Taf. III, Fig. 12). In günstigen Präparaten läßt sich dieser napfförmige Bau, auch ohne Aufquellung mit Chloralhydrat, unmittelbar beobachten, doch kann man an den Chloralhydrat-Präparaten am besten erkennen, daß die Hohlkugeln dem Plasmaschlauch angehören. Meistens erscheinen sie ganz farblos, manchmal schwach blaßblau, zuweilen aber auch ebenso blaugrün gefärbt wie die Sekrettröpfchen in ausgewachsenen 1jährigen Nadeln. Nach 5 stündigem Aufenthalt solcher Präparate in Chloroform war der blaugefärbte Inhalt der Hohlkugeln verschwunden. Es sind also hier Harztröpfchen in vakuolenartige Ausstülpungen der Plasmahaut eingeschlossen. Über die Bedeutung dieser Gebilde wird weiter unten (Abschnitt IX) noch zu reden sein.

### VIII. Mikrochemie der Sekrettröpfchen.

Bei der Besprechung des mikrochemischen Nachweises von Harzsubstanzen kommen übereinstimmend alle neueren Autoren zu dem Ergebnis, daß es keine spezifischen Reaktionen für diese Substanzen gebe (Tschirch, 1906, 1131, Tunmann, 1913, 231, Molisch, 1913, 150). Das hängt damit zusammen, daß nicht nur die Harze verschiedener Herkunft in ihrer Zusammensetzung voneinander abweichen, sondern daß Harze überhaupt keine chemisch einheitlichen Stoffe sind, vielmehr Gemenge aus zahlreichen, teils nicht flüchtigen, teils flüchtigen Substanzen. Im wesentlichen handelt es sich (Tschirch, 1906, Euler, 1908, 139, Czapek, 1921, Bd. III, 689) um Lösungen

der harzartigen Stoffe (Harzsäuren [Resinolsäuren], Harzphenole mit Gerbstoffcharakter [Resinotannole], Harzalkohole und -Phenole ohne Gerbstoffcharakter [Resinole] usw.) in Terpenen. Diese Terpenlösungen färben sich zwar mehr oder weniger mit einer Reihe von Reagentien (Alkanin, Sudan, Cyanin, Kupferacetat usw.), aber dieselben Reagentien färben auch fette Öle, Wachse und einige andere Pflanzenstoffe.

Trotzdem kann man gerade bei Koniferenharzen unter den hier vorliegenden Umständen auf mikrochemischem Wege zu einem befriedigenden Ergebnis kommen. Die Koniferenharze bestehen nämlich nach Tschirch (1906, I) fast ausschließlich aus freien Harzsäuren, und diese bilden mit Kupferacetat grüne Kupfersalze (Tschirch, 1906, 1132). Erhält man bei den Sekrettröpfchen mit Kupferacetat Farbreaktion, und stimmt die Substanz in ihren Löslichkeitsverhältnissen usw. mit denjenigen des Harzes überein, so sind Wachse schon ausgeschlossen und es gilt nur noch nachzuweisen, daß die Tröpfchen nicht aus fetten Ölen bestehen, d. h. vor allem, daß sie nicht mit Kali-Ammoniak in der Kälte Verseifungskristalle bilden. Ergibt sich dabei außerdem, daß die Sekrettröpfchen in den Epithelzellen und die Harzfäden sich im wesentlichen verschiedenen anderen Reagentien gegenüber gleich verhalten, dann wird man die Harznatur der Sekrettröpfchen nicht anzweifeln können.

Daß die Kupferacetatreaktion positiv ausfällt, haben die angeführten Beobachtungen gezeigt. Es hat sich dabei auch ergeben, daß die Kupferacetatfärbung ungleichmäßig ist: in den jungen Epithelzellen erschienen die Sekrettröpfchen fast so intensiv grün wie die Harzfäden, in älteren Stadien jedoch nur noch blaugrün oder hellblau. Nun ist den Angaben von E. Schwabach entgegengehalten worden, daß die von ihr in den Epithelzellen beschriebenen Tröpfchen nicht Harz, sondern fettes Öl seien, weil sie sich mit Kupferacetat »erheblich weniger intensiv« wie die Harztröpfchen färben (Tschirch, 1906, 1132, Tunmann, 1913, 234). Dieser Einwand kann nicht aufrechterhalten werden. Wenn die Blaufärbung durch Resinolsäure-Kupfersalze bedingt ist, hängt ihre Intensität von der Art oder dem Prozentgehalt des Balsams an diesen Harzsäuren ab. Findet man

also die Färbung der Sekrettröpfchen weniger intensiv als diejenige der angrenzenden Harzfäden, so wird man auf einen Unterschied der beiden Sekretformen im Gehalt an Resinolsäuren schließen müssen. Es ist bekannt, daß solche Verschiedenheiten bei ein und derselben Pflanzenart vorkommen. Nach Franchimont (1871, 429) ist das Harz in der Rinde mancher Koniferen nicht mit demjenigen ihres Holzes und ihrer Nadeln identisch, und Ducommun (1885) fand, daß im Harz des Stammes, der Wurzeln und so weiter derselben Pflanze verschiedene Harzsäuren auftreten. So wäre es z. B. denkbar, daß in den jüngsten Entwicklungsstadien mehr eigentliche Harzsubstanzen, in den älteren mehr Terpene oder andere Stoffe, die sich mit Kupferacetat nicht grün färben, aus den Epithelzellen in die Sekretgänge einwandern. Dazu kommt noch, wie schon oben bemerkt, daß in den auf dem Objektträger gefärbten Harzschlieren die dünnen Stellen auch nur helle Tönung zeigten, daß also der Farbenton durch die Dicke der Balsamschicht bestimmt wird. Auch an Harzfäden, die infolge der Präparation zerbrochen sind und dünne Splitter gebildet haben, kann man beobachten, daß diese nur hellbau aussehen. Man kann somit sagen, daß die Tröpfchen, auch wenn sie nur blaß gefärbt sind, doch die gleiche Farbenreaktion wie die Harzfäden anzeigen können.

Wie die Prüfung auf eventuelles Vorhandensein von Resinolsäuren positiv, so fällt diejenige auf fettartige Körper bei den Harzfäden wie bei den Sekrettröpfchen negativ aus. Der zuverlässigste Weg zum Nachweis von fetten Ölen ist die Verseifungsmethode (Molisch, 1891, 10, 1921, 118, Tunmann, 1913, 154). Bei Zusatz von Kali-Ammoniak verlieren die Harzfäden augenblicklich ihre grüne Färbung, und es treten in ihrem Innern zahlreiche kleine Gasbläschen auf, die den Harzkörper zuerst schwärzlich gefärbt erscheinen lassen. Diese Bläschen fließen langsam zu größeren Blasen zusammen, bis der Harzkörper schließlich in eine homogene großblasige Masse umgewandelt ist. Die Gasbläschen verschwinden im Laufe von 24 Stunden, im übrigen aber verändert sich die Substanz nicht und bildet auch nach tagelangem Liegen in Ammoniak-Kalilauge keine Seifenkristalle.

Das Verhalten der Sekrettröpfchen in Ammoniak-Kalilauge entspricht demjenigen der Harzfäden. Im ersten Augenblick



schwellen die Tröpfchen zu Bläschen von etwa halb mal vergrößertem Durchmesser an, dann werden sie wieder kleiner, bis sie nur noch einen punktförmigen Hohlraum umschließen und bleiben zuletzt, wie die Harzfäden, unverändert liegen, bilden also auch an der Oberfläche keine Seifenkristalle, woraus mit Sicherheit hervorgeht, daß sie nicht aus fetten Ölen bestehen. Das bestätigen auch die übrigen Reaktionen. In konzentrierter Schwefelsäure sind fette und ätherische Öle unlöslich (Tunmann, 1913, 167), die Harzfäden dagegen lösen sich leicht unter vorübergehender starker Bräunung, ebenso auch die Sekrettröpfchen, bei denen allerdings, bei der geringen Größe der Tröpfchen, eine braune Verfärbung nicht beobachtet werden konnte. Fette sind in Alkohol nahezu unlöslich, Harzfäden und Sekrettröpfchen aber verschwinden mehr oder weniger leicht schon in 70% Alkohol. A. Meyer (1883) hat zur Unterscheidung von Fetten und ätherischen Ölen (wozu im weiteren Sinne auch die Balsame zu rechnen sind) Chloralhydratlösung empfohlen, die Fette unverändert läßt, ätherische Öle dagegen auflöst. Harzfäden und Sekrettröpfchen lösen sich, wenn auch nur langsam, in Chloralhydrat, lassen also auch in diesem Verhalten erkennen, daß sie nicht fettartiger Natur sind.

Diese beiden Produkte haben nun noch eine besondere Eigentümlichkeit gemein, welche in auffallender Weise zeigt, daß sie ihrer Natur nach gleichartig sind.

Bei Abies-Nadeln, welche mit Kupferacetat fixiert sind, findet man sowohl in ganz jungen Entwicklungsstadien (Nadeln von etwa 1 mm Länge) wie in älteren und erwachsenen Exemplaren, daß der grüne Harzfaden von einer äußerst feinen, farblosen Hülle wie von einer Manschette umgeben ist (Taf. III, Fig. 7). Gewöhnlich ist der eigentliche Harzfaden etwas zusammengezogen, so daß sich diese Manschette sowohl von der Wand des Harzkanals wie von dem grünen Harzfaden deutlich abhebt. Es läßt sich nun zeigen, daß diese Hülle nicht einer natürlichen Oberflächenschicht des Harzfadens entspricht und somit auch nicht etwa die »resinogene Schicht« sein könnte. Untersucht man nämlich Nadeln, die geköpft wurden, und einen Teil ihres Balsams haben ausfließen lassen, nach Fixierung mit Chromsäure-Kupferacetat, so findet man den Inhalt des Sekretganges

in kurze Harzfadenstücke zerfallen, die an ihren Enden tropfenartig abgerundet sind. Diese Stücke sind auch an den abgerundeten Enden von derselben farblosen Hülle eingeschlossen, die man durch Aufdrücken auf das Deckgläschen wie Eierschalen zerdrücken kann. Das beweist, daß die hüllibildende Substanz ein Oberflächenhäutchen ist, das jeder Harztropfen an der Grenze zwischen dem Harz und dem einschließenden Medium (wäßrige Flüssigkeit?, s. oben S. 394—395) bildet.

Dieses Häutchen zeigt ganz andere Reaktionen wie das eigentliche Harz. Wie schon gesagt, färbt es sich mit Kupferacetat nicht. Es löst sich ferner nicht in verd. oder absolutem Alkohol, auch nicht nach mehrtägiger Einwirkung, sondern schrumpft oder fältelt sich dabei etwas ein. In Äther quillt die Hülle manchmal im ersten Augenblick an einigen Stellen blasig auf, bleibt aber dann gleichfalls, auch nach 18stündiger Behandlung, ungelöst. Ersetzt man in einem Alkoholpräparat den Alkohol durch Wasser, so tritt keine Spur von Quellung auf, ein Beweis dafür, daß es sich nicht um eine Schleimschicht handelt. Bei Zufügen von Chloralhydrat schmilzt jedoch das Häutchen, indem es immer dünner und weniger lichtbrechend wird, allmählich ab, jedoch ohne daß zuvor irgendwelche Quellung erkennbar wird. Ähnlich wirken  $\text{NH}^3$  und  $\text{KOH}$ .

Die Reaktionen zeigen, daß die Hülle von ganz anderer chemischer Beschaffenheit ist als die eigentliche Harzsubstanz und weiter, daß es sich nicht um Schleimsubstanz handeln kann, erlauben aber nicht zu bestimmen, welche chemischen Körper hier vorliegen.

Dieselbe Hülle läßt sich nun zuweilen auch bei den Sekrettröpfchen nachweisen. Die Auflösung des grüngefärbten Bestandteiles der Sekrettröpfchen beginnt allerdings bei Zufügen von Alkohol 96<sup>o</sup>/<sub>100</sub> erst nach einigen Minuten, weil der Alkohol erst durch die Membranen der Epithelzellen wandern muß. Es bleibt aber dann, wie bei den Harzfäden, ein farbloses, dünnes Häutchen zurück, das in Alkohol und Äther unlöslich ist, sich in Chloralhydrat dagegen schnell löst (Taf. IV, Fig. 13).

Diese Häutchen sind nicht zu verwechseln mit den oben beschriebenen Kugeln oder napfförmigen Hüllen der Harztropfen. Von diesen unterscheiden sie sich nicht nur durch ihre Lage —

sie ragen über die Plasmahaut hervor, sind nicht in sie eingesenkt — sondern vor allem durch ihr Verhalten gegenüber Chloralhydrat, worin jene Hohlkugeln, wie gesagt, unlöslich sind.

### IX. Die Bildung der Sekrettröpfchen in den Epithelzellen.

Den besten Einblick in die Entstehungsweise der geschilderten Harztröpfchen geben Präparate jugendlicher Zellen, bei denen der Protoplast noch den ganzen Zellraum gleichmäßig erfüllt, also noch keine größeren Vakuolen ausgebildet hat. Unsere Abbildungen (Taf. III, Fig. 1—7) zeigen bemerkenswerterweise, daß dabei die Tröpfchen nur auf dem Teil der Oberfläche des Protoplasten, welche an den Sekretbehälter angrenzt (Sekretfeld), gebildet werden. Ganz ähnliche Verhältnisse hat Hanstein für die Harzbildung durch die Colleteren von *Viola althaea* abgebildet (l. c. Fig. 110—12). Hier sitzen die Harztröpfchen auch auf der Oberfläche des Protoplasten im Begriff, sich aus demselben »herauszuarbeiten«, wie Hanstein sich ausdrückt, und im Inneren fehlt das Sekret, wie aus den Abbildungen hervorgeht, wenn es auch nicht ausdrücklich erwähnt wird. Dagegen hat E. Schwabach die Tropfen im Protoplasten gezeichnet und beschrieben, nur vereinzelt an der Oberfläche desselben abgebildet, ohne im Text darauf einzugehen. Verf.n hat jedoch nur schematische Querschnitte dargestellt, an denen die Lage der Tröpfchen nicht so auffallend hervortritt wie an Längsschnitten. Daß diese Abbildungen, wenigstens soweit sie *Abies*-Nadeln betreffen, nicht genau gezeichnet wurden, läßt sich auch daran erkennen, daß die Epithelzellen erwachsener Kanäle mit kompaktem Protoplasten wiedergegeben sind, während in Wirklichkeit dort nur ganz dünne Protoplasmaschläuche vorkommen.

Nun gibt E. Schwabach außerdem an, daß einige Male die Epithelzellen deutlich gefärbt waren und zeichnet den ganzen Inhalt dieser Zellen homogen getönt, ohne Andeutung plasmatischen Inhalts. Ganz ähnliche Bilder habe ich einmal bei einer im Mai mit Osmiumsäure-Kupferacetat gefärbten 2 mm langen Nadel von *Abies Nordmanniana* gefunden (Taf. IV, Fig. 14). Diese Bilder gehören aber offenbar zu pathologischen Zuständen, wie aus Taf. IV, Fig. 15, die derselben Nadel ent-



stammt, hervorgeht. Bemerkenswert ist, daß in anderen Schnitten desselben Kupferacetat-Präparates der ganze Inhalt der Epithelzellen gelblich, im übrigen ebenso homogen lichtbrechend aussah, wie die grüngefärbten Massen und weiter, daß in einigen Fällen der verharzte Inhalt hellblau, in andern dunkelsmaragdgrün gefärbt war. Man kann daraus wohl schließen, daß das eigentliche, grüngefärbte Sekret in diesem Falle aus einer gelben Vorstufe hervorgegangen ist. Diese Annahme findet darin eine Stütze, daß in einem anderen, auch nur einmal zur Beobachtung gekommenen Fall, Sekrettröpfchen im Inneren des Protoplasten in ähnlicher Weise auftraten. Hier waren in Epithelzellen einer ebenfalls nur 2 mm langen Nadel (*Abies Nordmanniana*) blaugefärbte Sekretkugeln in scharf umrissenen Vakuolen (Taf. IV, Fig. 16) zu sehen und in anderen Schnitten innerhalb ähnlicher Vakuolen der gleichen Größe, wieder wie oben, nur gelbgefärbte, homogene, mehr oder weniger zackig kontrahierte Inhaltströpfchen (Taf. IV, Fig. 17). Auch diese vereinzelt Befunde von harzführenden Vakuolen im Inneren der Protoplasten müssen als anomal aufgefaßt werden, da ihnen mehrere hundert Zellbilder von *Abies*-Nadeln entgegenstehen, bei denen das Harz nur auf der Oberfläche angetroffen wird.

In Nadeln von 1 bis 1,5 cm Länge (*Abies Nordmanniana*), die noch in Streckung begriffen sind, deren Epithelprotoplasten aber große Vakuolen umschließen, sitzen die Sekrettröpfchen außerhalb der feinen, scharfen Linie des Plasmaschlauches, also wieder zwischen diesem und der Epithelzellmembran. Die Tröpfchen haben einen Durchmesser, der 2- bis 3 mal so groß als der Plasmaschlauch dick ist, und sind auch gegen den Plasmaschlauch abgerundet, eine Einbettung in das Plasma ist also auch hier nicht vorhanden (vgl. Taf. III, Fig. 8).

Es erhebt sich aber die Frage, ob die Tröpfchen auch im lebenden Protoplasten in gleicher Weise auftreten oder ob die kuppenartige Ausscheidung auf den Sekretfeldern durch die Fixierung bedingt ist. In lebenden Zellen ist natürlich der Protoplasmaschlauch der Zellmembran fest angepreßt, es können also Sekrettröpfchen nicht frei auf der Oberfläche der Hautschicht aufsitzen. In den zur Beobachtung gekommenen lebenden Epithelzellen konnte auch niemals dergleichen beobachtet werden. Der Inhalt der jungen

Zellen war wasserklar, nur von sehr kleinen, lichtbrechenden Körnchen gleichmäßig durchsetzt, es waren aber keinerlei Tröpfchen zu sehen, die den grünen Sekrettropfen der Kupferacetat-Präparate entsprechen konnten. Auch nach längerem Liegen in Nähr- oder Zuckerlösung oder bei Plasmolyse kam nichts Ähnliches zum Vorschein. Da, wie oben bemerkt, viele sekretfreie Epithelzellen vorkommen, wäre ein methodisches Suchen im Sommer nach sekrethaltigen Zellen nötig gewesen, was ich leider versäumt habe. Dagegen konnte ich im Herbst an den Rindenkanälen einjähriger Zweige von *Abies grandis* feststellen, daß in den lebenden Epithelzellen das Protoplasma der Zellwand dicht anlag. Der Inhalt der Zellen war hier undurchsichtig, es ließen sich aber, wenn auch nur undeutliche lichtbrechende Tröpfchen erkennen, die in größeren oder kleineren Abständen nebeneinandergereiht und in das wandständige Plasma eingebettet schienen. Als diese Zellen mittels  $\text{KNO}_3$  vorsichtig plasmolysiert wurden, traten die Harztröpfchen sofort stark lichtbrechend und scharf konturiert hervor. Sie wurden von dem zurückweichenden Sekretfeld, an dessen Oberfläche sie hafteten, mitgenommen und lagen auf demselben in gleicher Weise nebeneinander, wie in den Taf. III, Fig. 1 abgebildeten jungen Nadelepithelzellen.

Die fixierten Epithelzellen zeigen somit im wesentlichen dieselbe Form und Lagerung der Sekrettröpfchen wie die plasmolysierten; die Fixierung hat also nicht erst die Bildung der einzelnen Tröpfchen bewirkt; vielmehr sind diese normalerweise schon in der lebenden Epithelzelle vorhanden; allerdings in die Oberfläche des plastischen Zelleibes eingesenkt, nicht über sie hervorragend. Hin und wieder findet man auch fixierte Protoplasten, bei denen sehr kleine Sekrettröpfchen nicht frei auf der Oberfläche sitzen, sondern in sie eingesenkt sind wie bei dem Taf. IV, Fig. 18 dargestellten Präparat, das aus einer 4 mm langen Nadel (Knospe von *Abies Nordmanniana*) stammt. Man braucht sich jetzt nur vorzustellen, daß statt des kompakten Protoplasten eine dünne Plasmahaut vorhanden ist, welche die zentrale Vakuole umschließt, dann kommt man zu den in Abbildung 11, Taf. III wiedergegebenen Verhältnissen bei mehrjährigen Nadeln, bei denen an Stelle der in

das kompakte Plasma eingesenkten kugeligen Tröpfchen nur kugelige Bläschen von der Plasmahaut nach innen in den Vakuolenraum vorragen. Diese Bläschen müssen als vakuolenartige Gebilde gedeutet werden, die das Sekret umschließen, zuweilen aber in alten Nadeln, wie z. B. der Fig. 10, 11, Taf. III abgebildeten Zelle, anscheinend nur noch mit einer farblosen Flüssigkeit gefüllt waren, da sie keine Kupferacetat-Färbung mehr erkennen ließen. Bei Behandlung mit Chloralhydrat öffnen sie sich nach außen napfartig, woraus zu schließen ist, daß sie im Verlauf der Sekretion den eigentlichen harzigen Inhalt durch Aufreißen am Scheitel frei werden lassen. Solche Vakuolen dürfen als die Bildungsstätten des Balsams betrachtet werden. In alten Zellen scheint der dünne Plasmaschlauch so schnell fixiert zu werden, daß er die napfartigen Einsenkungen behält, in jüngeren Zellen reißen die Vakuolen auf, die Tröpfchen treten frei nach außen und der Plasmaschlauch oder kompakte Protoplast glättet sich, wie das bei der Plasmolyse der lebenden Zellen beobachtet wurde. Die Annahme, daß es sich um echte Vakuolen handelt, findet eine Stütze in dem oben geschilderten anomalen Fall von Harzvakuolen im Innern des Protoplasten (Fig. 16, Taf. IV). Nach Pfeffer ist diese Art der Entleerung von Vakuolen eine weit verbreitete Erscheinung. Pfeffer beobachtete an Plasmodien die Ausstoßung von Kristallen, Öltröpfchen usw., beschrieb ähnliche Vorgänge von umhüteten Zellen und führt auch die Ausscheidung von Oxalatkristallen in Blattzellen von *Citrus Aurantium* an, die in Vakuolen innerhalb des Plasmas gebildet, an die Oberfläche »spediert« und dann durch Ausscheidung von Zellulose in die Zellwand eingebettet werden. (Pfeffer 1891, 179, Wakker 1888, 179, Kohl 1889, 88.) Vielleicht gehört hierher auch die zuerst von Berthold (1886, 14) gefundene, später von R. Müller (1905, 292; vgl. Haberlandt 1918, 489, Fig. 217) genauer untersuchte Bildung von Öl in großen Vakuolen, die durch ein besonderes Verbindungsstück an die Zellwand befestigt werden. (Rhizomschuppen von *Asarum europaeum* usw.) Die kleinen, oberflächlich im Protoplasten liegenden Vakuolen müssen, wie schon erwähnt, beim Fixieren ebenso wie bei Plasmolyse zerreißen und das Sekrettröpfchen frei über die Oberfläche treten lassen. So ist es zu verstehen, daß in Blattanlagen, die in Streckung begriffen sind



und in älteren Nadeln in der Regel nur über die Oberfläche ragende Tröpfchen gefunden werden.

In jüngeren Anlagen, bis zu etwa 8 mm Blattlänge, sind aber außerdem sehr dicke oder flache, oft große Teile des Protoplasten bedeckende Tropfen vorhanden. Es kann kein Zweifel bestehen, daß solche Sekretmassen durch Zusammenfließen kleinerer Tröpfchen gebildet werden. Aus Bildern wie Fig. 5, Taf. III, die zeigen, daß der ganze Protoplast kuppelförmig von dem Sekret bedeckt ist, geht mit Sicherheit hervor, daß die großen Sekretansammlungen nicht mehr in Vakuolen eingeschlossen sind, sondern frei auf dem Sekretfeld liegen.

Es sei betont, daß die hier wiedergegebene Auffassung von der Bildung der Sekrettröpfchen in Vakuolen und der Ausstoßung der Tröpfchen durch Aufreißen der Vakuolenwand nicht direkt beobachtet, sondern nur aus den verschiedenen Fixierungsbildern erschlossen ist. Es wären auch andere Erklärungen dieser Bilder möglich. Man könnte z. B. annehmen, daß das Harz in nicht nachweisbaren molekularen Mengen diffus im Plasma entstehe, zur Hautschicht des Protoplasten wandere und dort an getrennten Stellen nach und nach in Tropfenform ausgepreßt werde, oder auch, daß das Harz überhaupt erst außerhalb des Protoplasten aus dorthin ausgeschiedenen Substanzen gebildet werde. Letztere Annahme widerspricht so sehr allen biologischen und chemischen Erfahrungen, daß wir sie außer Betracht lassen können. Bei der ersten wiederum wäre es unverständlich, warum das Sekret, das durch die Hautschicht nach außen gewandert ist und sich zwischen Hautschicht und Zellwand angesammelt hat, nicht wieder in den Protoplasten zurückgepreßt wird, sondern den, größeren Widerstand bietenden, Weg durch die Zellmembran einschlägt. Nimmt man dagegen eine Bildung des Sekrets in Vakuolen an der Oberfläche des Protoplasten an, so erhält man eine annehmbare Vorstellung von dem Verlauf der Sekretion: Die chemischen Reaktionen innerhalb der Vakuole liefern die Energie, welche die Vakuolen gegen den Widerstand des Turgordrucks wachsen und schließlich zerreißen läßt (Pfeffers »Ausscheidungskraft« 1892, 177), und die undurchlässige Vakuolenhaut bildet das Widerlager beim Durchpressen des Sekrets durch die Membran. Wie dem

auch sei, als wesentlich bleibt die Tatsache bestehen, daß größere Harztröpfchen nur auf der Oberfläche des Protoplasten auftreten.

Die Bildung der Sekrettröpfchen zeigt noch eine andere Besonderheit. Sowohl in den jüngsten Blattanlagen wie in älteren sich streckenden und in ausgewachsenen ein- und mehrjährigen Nadeln finden sich die Sekrettropfen immer nur in einem Teil der Epithelzellen. Die Tröpfchen führenden Zellen können in Gruppen beisammen oder einzeln liegen und weisen untereinander wieder quantitative Verschiedenheiten auf, indem die Protoplasten bald dicht mit Sekret bedeckt sind, bald nur ein oder wenige Tröpfchen auf dem Sekretfeld tragen (Fig. 1, 2, 4, 7, Taf. III). Da keinerlei Gesetzmäßigkeit in der Anordnung der aktiven Sekretfelder zu sehen ist, muß man schließen, daß die Epithelzellen unabhängig voneinander periodisch tätig sind, daß sie eine Zeitlang die sekretbildenden Stoffe ansammeln, austreten lassen und dann wieder zur Bereitung neuer Sekretmassen schreiten. Eine ähnliche, periodische Anhäufung von Sekretgranulis ist allgemein für die tierischen Drüsenzellen, hier aber innerhalb des Protoplasten, nachgewiesen.

#### **X. Durchtritt des Sekrets durch die Membran.**

Der Durchtritt von Sekrettröpfchen durch die Membran der Epithelzellen könnte nicht direkt beobachtet werden. Versucht wurde die Beobachtung an Längsschnitten durch Harzkanäle frischer Nadeln, die durch Fegen mit einem feinen Pinsel möglichst von Balsam befreit waren und längere Zeit in Nährlösung oder schwacher Rohrzuckerlösung kontrolliert wurden, außerdem an ähnlichen Schnitten, die plasmolysiert oder an der Luft liegen gelassen und in Wasser wieder turgeszent gemacht worden waren: ein Austreten von Harztröpfchen aus den Epithelzellen stellte sich dabei nicht ein.

Es blieb also nur übrig, den Vorgang an fixierten Präparaten zu untersuchen. Fig. 19 und 20, Taf. IV, zeigen kleine auf beiden Seiten der Epithelwand aufsitzende blau gefärbte Sekrettröpfchen. Diese Tröpfchen sind bei der Kontraktion des Protoplasten der Epithelzellen einerseits und derjenigen des Harzfadens andererseits an der Epithelwand hängen ge-

blieben. Die Härtung des unverletzten Sekretganges der Nadeln mittels Chromsäure-Kupferacetat bürgt dafür, daß die Tröpfchen nicht durch die Präparation entstanden sind. — Ein weiteres Mittel zur sicheren Entscheidung bietet das Auftreten der oben geschilderten »Manschette«. Die besonders auffallende Fig. 5, Taf. III, entstammt einem Harzkanal eines 9 mm langen Blattes, in dem vereinzelte isolierte Sekrettröpfchen der Kanalwand aufsaßen, welche nach ihrer Lage und Gestalt die Vermutung nahelegten, daß es sich um ausgepreßte Sekrettröpfchen vor der Verschmelzung mit dem Harzfaden handele. Bei Zufügung von Alkohol-Äther zeigte sich in der Tat, daß die farblose Manschette an der Stelle, an welcher die Sekrettröpfchen gelegen hatten, Einbuchtungen von der Form und Größe des Tröpfchens aufwies. (Fig. 5a, Taf. III.) Das ist nur dadurch möglich, daß diese Tröpfchen vor dem Fixieren noch nicht mit dem Balsam des Harzkanals verschmolzen waren. Die zu beiden Seiten der Epithelmembran anhaftenden bzw. isoliert vor ihr liegenden Tröpfchen bedeuten somit Sekretteilchen, die im Eintreten bzw. im Austreten aus der Membran begriffen sind. Es gelang mir allerdings ebensowenig wie Hanstein, harzige Bestandteile innerhalb der freilich sehr dünnen Epithelmembran nachzuweisen. Da aber das Harz (siehe unten S. 414) in emulgierter Form oder in sehr feiner Verteilung die Membran durchwandert, kann man nicht wie Hanstein erwarten, in einer solchen, Balsam bergenden, dünnen Membran stärkere Lichtbrechung oder Blaufärbung mit Kupferacetat zu finden.

Das Anheften von Sekrettröpfchen an der Epithelmembran im Verein mit der Tatsache, daß der gleiche Balsam im Innern der Epithelzellen wie im Harzkanal auftritt und der weiteren Feststellung, daß im Lumen des Sekretganges weder resinogene Schicht noch plasmatische Bestandteile oder dergleichen vorhanden sind, zwingt zu dem Schluß, daß der Balsam in den Epithelzellen gebildet und durch die Epithelmembran in das Kanallumen gepreßt wird.

Mit welchen Mitteln die Durchwanderung erreicht wird, bedarf besonderer Untersuchung. Die Schwierigkeit des Problems liegt bekanntlich darin, daß die ölartige Harzsubstanz eine



wasserdurchtränkte Membran passieren muß (Tschirch 1906, 1905). Wenn auch Schmidt (1891, 300) in Pfeffers Laboratorium nachweisen konnte, daß fette Öle, besonders wenn sie von freien Fettsäuren begleitet sind, und später Heller (1904, 1), daß ätherische Öle die Zellulosehäute lebender Membranen passieren, so gelang es doch Heller gerade beim Harz nicht, eine künstliche Einführung in lebende Zellen zu erzielen. Heller hatte nach dem Vorgang von Schmidt (l. c. 320) in Längsspalten durch das unterste Internodium von etiolierten Keimlingen Fließpapierstreifen eingeschoben, die mit den zu untersuchenden fetten Ölen usw. getränkt waren. Den Harzbalsam stellte er sich als 40proz. Lösung von Lärchenterpentin in Terpentinöl, Olivenöl und Paraffin her. Wenn auch Olivenöl in die lebenden Zellen eindrang und Terpentin die Zellen abtötete (Paraffin verhielt sich indifferent), so wanderte doch niemals das gelöste Harz mit durch die Membran. Es war nun möglich, daß die Zusammensetzung des künstlich hergestellten Balsams in wichtigen Punkten von der natürlichen abwich und an dem negativen Ergebnis dieser Versuche schuld war. Ich versuchte daher Bedingungen zu schaffen, die den natürlichen Verhältnissen möglichst nahe kommen. Köpft man eine Koniferennadel in der Luft durch einen scharfen Schnitt, so dringt der aus den angeschnittenen Sekretgängen fließende Balsam, manchmal nach vorübergehender kuppenartiger Ansammlung auf der Schnittfläche, sofort von dieser aus in die Interzellularen des Blattmesenchyms, erfüllt dieselben unter mehr oder weniger vollständiger Verdrängung der Luft, indem er auf der ganzen Nadelbreite gleich schnell eindringt (durchschnittlich etwa 1 mm weit), und macht den imprägnierten Teil der Nadel durchscheinend. Der Balsam steigt, ähnlich wie bei den Versuchen von Heller, in den Interzellularen auf und hat Gelegenheit, von hier aus in die Mesophyllzellen einzudringen. Es handelt sich aber nicht, wie bei Heller, um eine künstlich hergestellte Lösung von Harzterpentin usw., sondern um den unveränderten natürlichen Balsam, der ja sofort aus der Wundstelle in die Interzellularen hinüberfließt. Nadeln, deren Spitzen auf diese Weise mit Balsam imprägniert waren, wurden verschieden lange in eine feuchte Kammer oder in Wasser gelegt, dann

frisch oder nach Fixierung mit Osmiumsäure-Kupferacetat oder Chromsäure-Kupferacetat<sup>1</sup> untersucht. Jedoch auch in dieser Anordnung mißglückten die Versuche, Balsam in die lebende Zelle einzuführen. Das Harz in den Interzellularen war stets schön blau gefärbt, innerhalb der Zellen waren aber keine Sekrettröpfchen nachzuweisen<sup>2</sup>.

Es läßt sich nun aber durch einen anderen einfachen Versuch wenigstens zeigen, daß Harz in viel Terpentinöl gelöst die Membran durchwandern kann. Bringt man nämlich Schnitte mit Harz führenden Epithelzellen aus Wasser in Terpentin, so verschwindet das Harz aus den Zellen, und bei nachheriger Behandlung mit Chromsäure-Kupferacetat tritt keine Blau- oder Grünfärbung ein. Das Terpentin ist also hier durch die wasserhaltige Membran in die Zelle eingewandert und dann der Balsam durch die terpengetränkte Membran hinaus diffundiert. Trotz unserer eben angeführten negativen Versuchsergebnisse zeigen sich hier Bedingungen, unter denen der Balsam (Harz plus Terpentin) als solcher die Membran durchwandern kann (vgl. auch Pfeffer, 1897, I, 85). Aber wie nach Schmidt fette Öle nur dann leicht die Membran durchdringen, wenn sie freie Säuren usw. enthalten, so könnten auch die Harze durch in der Membran enthaltene Stoffe emulgiert werden und in dieser Form durch die Zellmembran wandern. Allerdings müßte dann beim Austritt in den Harzkanal wieder eine Entmischung folgen, die schwer zu erklären wäre.

Bei den Versuchen von Schmidt hatte sich ergeben, daß die ölsäure- oder fettsäurehaltigen Neutralfette von den Interzellularräumen aus ohne weiteres durch die Membran in die lebende Zelle eindrangen. Es handelt sich hier also um einen diosmotischen Vorgang, der als solcher die Durchwanderung der wasserhaltigen Membran bewirkt. Es ist kein Grund zu der Annahme vorhanden, daß die Wanderung des Balsams durch die Epithelmembranen der Harzkanäle nicht in derselben

<sup>1</sup>) Chromsäure-Kupferacetat eignet sich für diese Versuche nicht, da die Chromsäure die Protoplasten der Mesophyllzellen stark angreift.

<sup>2</sup>) Bei den Chromsäurekupferacetat-Präparaten fanden sich Zellen mit anscheinend zwischen Protoplasma und Membran eingedrungenen grünen Sekretmassen, die sich aber als durch Chromsäure zerstörte Chloroplasten erwiesen.

Weise erfolge. Die Ansammlung von Sekretmassen zwischen Protoplast und Zellmembran zeigt aber, daß bei der Durchwanderung noch ein anderer Faktor mitwirkt. Die Sekretansammlungen werden von der unter Turgordruck stehenden Plasmahaut gegen die Zellwand gepreßt, der auf sie wirkende Druck muß also die Durchwanderung der Membran beschleunigen und wohl auch beitragen, den Gegendruck, den der schon im Sekretgang vorhandene Balsam ausübt, zu überwinden.

Es ist auffallend, daß sich das Sekret zwischen Zellwand und Protoplasten in Tropfen anhäufen kann. Nach den Beobachtungen von Pfeffer werden von Myxomyceten-Plasmodien wie von Protoplasten, die mit Zellhaut umgeben sind, feste Partikelchen, Öltröpfchen usw. vermöge der physikalischen Beschaffenheit des Plasmas rein mechanisch aufgenommen. Pfeffer betont aber, daß die Bewegungstätigkeit des Plasmas die Aufnahme bewirke oder befördere, und vielleicht ist es bei den Sekrettröpfchen der Harzkanäle die Unbeweglichkeit der Hautschicht, die bedingt, daß die Öltröpfchen nicht eindringen, obwohl sie unter Turgordruck gegen die Plasmahaut gepreßt werden. Vorbedingung für das Auspressen ist aber die Undurchlässigkeit der Hautschicht für das Sekret, die wie oben angeführt, mit dessen Entstehung in Vakuolen in Einklang stehen würde.

Die Ansammlung von Sekrettröpfchen zwischen Hautschicht und Zellwand, welche anzeigt, daß die Bildung des Sekrets im Protoplasten schneller erfolgt als dessen Auspressung durch die Membran, ist auch in ausgleichender Weise bei der Entwicklung der Harzkanäle von Bedeutung. Die Harzkanäle entstehen schizogen, also durch Auseinanderweichen und Teilung von Zellen, Vorgänge, die sicher von anderen Faktoren abhängig sind als die Bildung des Balsams in den Epithelzellen. Dadurch, daß das Sekret sich in großen Tröpfchen ansammelt, ist ein Vorrat von Balsam vorhanden, der bei schneller Erweiterung des schizogenen Ganges in diesen eingepreßt werden kann. Eine ungleichmäßige lokale Vergrößerung muß einen ungleichen Verbrauch der in Tröpfchen aufgespeicherten Sekretstoffe bedingen, wodurch sich wieder die Tatsache erklärt, daß tröpfchenführende und tröpfchenfreie Epithelzellen regellos durcheinanderliegen. Es ist aber zu beachten, daß auch die hydrostatische



Verschiebung des leicht flüssigen Balsams bei dem Druckausgleich mitwirkt.

Die auffallende Tatsache schließlich, daß in älteren Blattanlagen, die in lebhafter Streckung begriffen sind, nur kleine Tröpfchen angetroffen werden, hängt offenbar damit zusammen, daß das Sekret, welches im Plasma gebildet wird, so schnell in den Harzgang einwandert, daß es nicht zur Ansammlung größerer Tropfen kommen kann.

### XI. Schlußbemerkung.

Tschirchs Bemühungen waren darauf gerichtet gewesen, den Nachweis zu erbringen, daß seine Theorie der Sekretbildung vermittelt einer »sekretogenen« Schicht ein allgemeines Gesetz im Pflanzenreich sei (1908, 10), das nicht nur für die Harzgänge und Öldrüsen, sondern auch für die Drüsenhaare, Kolleren, Drüsenflächen, Ölzellen usw. Geltung habe. Dieses Gesetz sollte »unsere Kenntnis von den Leistungen der Membran nach einer neuen Richtung« (1906, 1232) erweitern und zeigen, daß der Membran ohne Mitwirkung des Plasmas besondere chemisch-synthetische Fähigkeiten innewohnen.

Die mitgeteilten Beobachtungen haben gelehrt, daß gerade eins der wichtigsten Sekrete, das Harz der Koniferen, nicht auf die Weise entsteht, daß also die Theorie der Sekretbildung durch Vermittlung einer sekretogenen Schicht kein allgemein gültiges Gesetz ist. Es wurde nachgewiesen, daß in den Harzgängen der Abies-Nadeln keine resinogene Schicht vorhanden ist, daß vielmehr, besonders in den jungen Kanälen, in denen nach Tschirch die Harzbildung vornehmlich erfolgen soll, große Sekrettropfen in den Epithelzellen an einer Stelle auftreten, die keinen Zweifel darüber möglich läßt, daß von da aus diese Harzsubstanzen durch die Wand der Epithelzellen in den Hohlraum der Gänge gelangt<sup>1</sup>. Wenn es für die Harzgänge der Abiesnadeln, und, wie nicht zu bezweifeln ist, für

<sup>1</sup>) In Abschuß begriffene Untersuchungen von Frl. A. Frank haben gezeigt, daß die Harzgänge in Rinde, Bast und Holz unserer wichtigsten einheimischen Koniferen sich ebenso verhalten wie die Nadeln der Abiesarten und daß in deren Harzgängen die Epithelzellen sogar in besonders auffallender Weise Sekrettröpfchen anhäufen.

die Harzgänge der Koniferen überhaupt (vgl. obere Anm.<sup>1)</sup>) feststeht, daß nicht eine sekretogene Schicht, sondern das Plasma der Epithelzellen Sitz der Harzbildung ist, wird es so gut wie sicher, daß es eine, unabhängig vom Plasma sekretbildende Schleimschicht überhaupt nicht gibt. Daß Schleimschichten zusammen mit Harz in Sekretgängen vorkommen, soll damit nicht in Zweifel gezogen werden; sie finden sich wahrscheinlich überall da, wo Gummiharze in Sekretbehältern auftreten (de Bary, 1877, 152). Der Schleim ist aber höchstwahrscheinlich in diesen Fällen, wie etwa in den allgemein bekannten und weitverbreiteten Schleim führenden Schläuchen als selbständiges Sekret neben Harzbalsam nicht als Laboratorium der Harzsubstanz zu betrachten. Solche Harz und Schleim führenden Drüsen sind durch die schon eingangs erwähnten ausgezeichneten Untersuchungen Hansteins über die Kollateren der Knospenschuppen zahlreicher Dikotylen genauer bekannt geworden. Neben Knospendecken, deren Drüsenzotten nur Gummischleim oder nur Harz bilden, fand Hanstein eine ganze Anzahl solcher, bei denen ein Gemenge beider Substanzen abgesondert wird. In den letztgenannten Fällen tritt der Schleim in einer Schicht zwischen Kutikula- und Zellulosewand auf, so daß man glauben könnte, daß er durch Verschleimung einer Zelluloseschicht entstünde. Hanstein hält sich aber nach seinen Befunden nicht für berechtigt zu entscheiden, ob diese Annahme zutrifft oder ob Schleim bzw. eine schleimbildende Substanz im Zellinnern produziert und in die Membran ausgeschieden wird. Anders verhält es sich bei den Drüsenzotten mit dem Harz. Es konnten in allen Fällen kleinere oder größere Harztröpfchen in den Drüsenzellen nachgewiesen werden, am klarsten bei den Stipulardrüsen von *Viola Altaica*. Hier beobachtete und reproduzierte Hanstein die Harztröpfchen «auf der Wanderung durch die Membran nach außen» (Fig. 110 bis 112) in Abbildungen, die mit den unsrigen bei den jungen Epithelzellen vollkommen übereinstimmen. Man muß also, soweit das ohne Nachuntersuchung möglich ist, die Harzbildung bei den genannten Kollateren derjenigen der Abiesnadeln parallel stellen, trotzdem hier genau wie bei den typischen resinogenen Schichten in Schleimmassen außerhalb der

Zelle kleine und große Tröpfchen in Mengen auftreten<sup>1</sup>. Wie bei diesen Kolleteren dürften die Verhältnisse auch bei den Gummiharzgängen der Umbelliferen, Burseraceen usw. liegen, was allerdings erst dann feststeht, wenn auch dort das Sekret in den Epithelzellen gefunden wird. Es braucht wohl nicht besonders darauf hingewiesen zu werden, daß auch die Öldrüsen, bei denen es Tunmann (1900) »niemals gelang, ätherisches Öl resp. Harz in den Stiel- und Sezernierungszellen . . . nachzuweisen«, während überall eine resinogene Schicht vorhanden sein soll, sowie die Ölzellen, bei denen innerhalb der Zelle unter Beteiligung des Plasmas eine resinogene Schicht entstehen soll (Biermann, 1898) und ähnliche Fälle nach dem Ergebnis vorliegender Untersuchung der Nachprüfung bedürfen.

### XI. Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

1. Es läßt sich nachweisen, daß in den Harzzellen der Koniferennadeln kein wandständiger Schleimbeleg (resinogene oder sekretogene Schicht) vorhanden ist.

2. In den Epithelzellen dieser Harzgänge sind Sekrettröpfchen enthalten, die mikrochemisch mit dem Balsam der Harzkanäle übereinstimmen, also Harztröpfchen darstellen. Bei jungen Epithelzellen sind diese Tröpfchen im Vergleich zum Querschnitt des Protoplasten sehr groß, bei erwachsenen und mehrjährigen verhältnismäßig klein und in geringerer Menge vorhanden.

3. Die Sekrettröpfchen treten, von vereinzelt pathologischen Fällen abgesehen, nur auf der an den Harzkanal grenzenden Oberfläche des Protoplasten (Sekretfeld) nicht im Innern desselben auf.

4. Sie entstehen wahrscheinlich in kleinen oberflächlichen Vakuolen, die durch Aufreißen an der Oberfläche das Sekret in den Raum zwischen Protoplasten und Membran ausstoßen. Bildung des Sekrets und Ausstoßung aus dem Protoplasten sind somit eng verknüpft.

<sup>1</sup>) Hanstein selbst trägt Bedenken, diesen Schluß zu ziehen und glaubt mit der Möglichkeit rechnen zu müssen, daß ein noch unbekannter Wand bildender Zellulosekörper ausgeschieden werde, der außerhalb der Zellulosehaut und des Protoplasmas . . . leicht in Harz übergehen könnte, weil es ihm nicht gelang, in der Drüsenmembran selbst Harz nachzuweisen. Vgl. dazu oben S. 412.



5. Auf den zwischen Hautschicht und Membran angesammelten Sekrettröpfchen lastet der Turgordruck, der beim Durchpressen des Sekrets durch die Membran der Drüsenzellen als den Durchtritt beschleunigender Faktor zur Geltung kommt.

6. Ein allgemeines Gesetz der Sekretbildung durch Vermittelung einer sekretogenen Schicht existiert nicht. Wahrscheinlich ist in den Harzschleim führenden Behältern der Umbelliferen usw. der Schleim als selbständiges Sekret neben dem Harz bzw. ätherischen Öl anzusehen, nicht als Sekret bildende Schicht, womit die Existenz von sekretogenen Schichten überhaupt wegfiel.

## Literatur.

Ausführliche Literatur bei Tschirch, 1906, S. 1095/96.

1. Behrens, J., Über einige ätherisches Öl sezernierende Hautdrüsen. Ber. d. d. bot. Ges. 1886. **4**, 400—404.
2. Berthold, Protoplasma-mechanik. Berlin. 1886. S. 14.
3. Biermann, R., Über Bau und Entwicklungsgeschichte der Ölzellen und die Ölbildung in ihnen. Diss. Bern. 1898.
4. Czapek, F., Biochemie der Pflanzen. 2. Aufl. Bd. III. Jena. 1921.
5. de Bary, A., Über die Wachsüberzüge der Epidermis. Bot. Zeitg. 1871. **29**, 128 ff.
6. —, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane usw. Leipzig. 1877.
7. Ducommun, Études sur les acides cristallisés des Abietinées. Thèse Berne. 1885.
8. Euler, H., Grundlagen u. Ergebnisse der Pflanzenmikrochemie. Braunschweig. 1908. I. 1909. II u. III.
9. Franchimont, Recherches sur l'origine et la constitution chimique des résines de terpènes. Arch. néerland. d. sc. exactes et nat. 1871. **6**, 426.
10. Groom, P., On bud protection in Dicotyledons. The transact. Linn. soc. Bot. III. part. 8. 1893. 255—266.
11. Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie. V. Aufl. 1918.
12. Hanstein, J., Über die Organe der Harz- und Schleimabsonderung in den Laubknospen. Bot. Zeitg. 1868. **26**, 697 ff.
13. Heller, A., Über die Wirkung ätherischer Öle und einiger verwandter Körper auf die Pflanzen. Flora. 1904. **93**, 1—31.
14. Küster, E., »Zelle und Zellteilung« in: Handwörterbuch d. Naturwiss. 1915. **10**, 769 ff.
15. Meyer, A., Chlorophyllkorn. 1883.
16. —, Morphologische und physiologische Analyse der Zelle der Pflanzen und Tiere. I. Jena. 1920.
17. Molisch, H., Grundriß einer Histochemie der pflanzlichen Genußmittel. Jena. 1891.
18. —, Mikrochemie der Pflanze. 2. Aufl. Jena. 1921.
19. —, Anatomie der Pflanzen. 2. Aufl. Jena. 1922.

20. Müller, W. J. C., Untersuchung über die Verteilung der Harze, ätherischen Öle, Gummi und Gummiharze und die Stellung der Sekretionsbehälter im Pflanzenreich. Pringsh. Jahrb. 1866. **5**, 385.
  21. Müller, R., Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Ölbehälter. Ber. d. d. bot. Ges. 1905. **23**, 292.
  22. Münch, E., Naturwissenschaftliche Grundlagen der Kiefernharznutzung. Arb. Biol. Reichsanst. f. Land- u. Forstwirtsch. 1919. **10**, 38.
  23. Pfeffer, W., Über Aufnahme und Ausgabe ungelöster Körper. Abh. d. math.-phys. Kl. d. kgl. sächs. Ges. d. Wiss. 1890. **16**, 145—184.
  24. —, Zur Kenntnis der Plasmahaut und der Vakuolen nebst Bemerkungen über den Aggregatzustand des Protoplasmas und über osmotische Vorgänge. Ebenda. 185—399.
  25. —, Studien zur Energetik der Pflanze. Ebenda. 1893. **31**, 149—278.
  26. —, Pflanzenphysiologie. I. 2. Aufl. 1897.
  27. Reinitzer, F., Die Harze als pflanzliche Abfallstoffe. Mitt. naturw. Ver. f. Steiermark. 1913. **50**.
  28. Rothert, »Gewebe« in: Handbuch der Naturwiss. 1913. **4**, 1214ff.
  29. Schmidt, R. H., Über Aufnahme und Verarbeitung von fetten Ölen durch Pflanzen. Flora. 1891. **74**, 300—370.
  30. Schwabach, E., Zur Kenntnis der Harzabscheidungen in Coniferennadeln. Ber. d. d. bot. Ges. 1899. **17**, 291—303.
  31. —, Bemerkungen zu den Angaben von A. Tschirch über die Harzabscheidungen in Coniferennadeln. Ebenda. 1900. **18**, 417—421.
  32. Tschirch, A., Über die Bildung von Harzen und ätherischen Ölen im Pflanzenkörper. Jahrb. f. wiss. Bot. 1893. **25**, 370—379.
  33. —, Die Harze und die Harzbehälter. 1. Aufl. 1900.
  34. —, Die Harze und die Harzbehälter. 2. Aufl. Leipzig. 1906.
  35. —, Die Einwände der Frau Schwabach gegen meine Theorie der Harzbildung. Ber. d. d. bot. Ges. 1901. **19**, 25.
  36. —, Chemie u. Biologie der pflanzlichen Sekrete. Votr. Leipzig. 1908.
  37. —, Die Lokalisation der chemischen Arbeit in der Pflanze. Mitt. d. bernischen Naturf. Ges. 1914.
  38. —, Die Membran als Sitz chemischer Arbeit. Verhandl. d. schweiz. naturf. Ges. 1914. 178—188.
  39. —, Die biochemische Arbeit der Zelle d. höheren Pflanzen und ihr Rhythmus. Bern. 1921.
  40. Tunmann, O., Über die Sekretionsdrüsen. Diss. Bern. 1900.
  41. —, Pflanzenmikrochemie. Berlin. 1913.
  42. Wakker, J. H., Studien über die Inhaltskörper der Pflanzenzelle. Pringsh. Jahrb. 1888. **19**, 423—492.
  43. Will, A., Beiträge zur Kenntnis von Kern und Wundholz. Diss. Bern. 1899.
  44. Zollikofer, Cl., Über die Endigung der Harzgänge in den Blättern einiger Pinusarten. Beitr. z. allg. Bot. 1917. **1**. Heft 3.
-

## Tafelerklärung.

Pr = Profilansicht, Fl = Flächenansicht der Epithelzellen der Harzkanäle. Alle Abbildungen stammen von *Abies Nordmanniana*. Mit Ausnahme der Fig. 12 u. 13 sind alle Abbildungen mit dem Zeichenapparat gezeichnet.

## Tafel III.

Abb. 1. Längsschnitt durch einen jungen Harzkanal. Zeiß, Comp. Oc. 6. Apochr., Hom. Imm. 2 mm.

Abb. 2. Epithelzelle im Profil aus einem jungen Harzkanal. Knospe ca. 5 mm lang, Nadel 2,5 mm lang. Fixiert Mai 1920. Zeiß, Comp. Oc. 6. Imm.

Abb. 3. Desgl. Flächenansicht einer Epithelzelle desselben Präparates.

Abb. 4. Längsschnitt durch einen jungen Harzkanal. Knospe 8 mm, Nadel 2—3 mm lang. Fixiert Mai 1920. Winkel, Comp. Oc. 4. Apochr. Hom. Imm. 2 mm.

Abb. 5. Längsschnitt. Epithelzellen im Profil. Knospe 12 mm, Nadel 5 mm lang. Fixiert Mai 1920. Winkel, Comp. Oc. 4. Imm.

Abb. 6. Querschnitt durch einen jungen Harzkanal. Knospe in Entfaltung, 1,7 cm, Nadel 6 mm lang. Zeiß, Oc. 3. Obj. F.

Abb. 7. Längsschnitt durch einen jungen Harzkanal. »Harzfaden« mit glasartiger Bruchstelle durchbrochen, von einer farblosen »Manschette« (vgl. S. 404) umhüllt. Knospe 8 mm. Fixiert Mai 1920. Winkel, Comp. Oc. 4. Imm.

Abb. 8. Längsschnitt durch eine 1,3 cm lange, in Streckung begriffene, noch weiche Nadel. Fixiert Mai 1920. Winkel, Comp. Oc. 4. Imm.

Abb. 9. Desgl. Flächenbild aus dem Epithel.

Abb. 10. Epithelzellen, Flächenansicht. Zweijährige Nadel. Fixiert Mai 1920. Winkel, Comp. Oc. 4. Imm.

Abb. 11. Desgl. Profilansicht.

Abb. 12. Der Plasmaschlauch von Abb. 11 nach Behandlung mit Chloralhydrat.

## Tafel IV.

Abb. 13. Präparat wie Abb. 4 während Auflösung der Sekrettröpfchen mit Alkohol-Äther. Eine der »Manschette« entsprechende Kuppe hebt sich von den in Lösung begriffenen Harztröpfchen ab.

Abb. 14. Querschnitt durch einen jungen Harzkanal. Knospe 10 mm, Nadel 2 mm lang. Fixiert Mai 1920 in Osmiumsäure-Kupferacetat. Zeiß, Comp. Oc. 6. Imm.

Abb. 15. Anderer Querschnitt aus derselben Nadel.

Abb. 16. Epithelzellen aus einem jungen Harzkanal einer 8 mm langen Knospe. Nadel 2 mm lang. Fixiert Mai 1920. Winkel, Comp. Oc. 6. Imm.

Abb. 17. Längsschnitt aus einer 6 mm langen Nadel, Knospe 15 mm lang. Fixiert Mai 1920. Winkel, Comp. Oc. 6. Imm.

Abb. 18. Epithelzelle eines jungen Harzkanals im Profil. Knospe 8 mm, Nadel 4 mm lang. Fixiert Mai 1920. Winkel, Comp. Oc. 4. Imm.

Abb. 19. Querschnitt durch eine junge Epithelzelle. Knospe 12 mm, Nadel 5 mm lang. Fixiert Juni 1920. Winkel, Comp. Oc. 6. Imm.

Abb. 20. Querschnitt durch junge Epithelzellen, wie oben. Fixiert Juni 1920. Winkel, Comp. Oc. 6. Imm.





## Besprechungen.

**Skottsberg, Carl**, Botanische Ergebnisse der schwedischen Expedition nach Patagonien und dem Feuerlande 1907 bis 1909. VIII. Marine Algae, 1. Phaeophyceae.

K. Svenska Vetenskapsakad. Handlingar. Stockholm. 1921. 61. No. 11.  
56 S. 20 Textfig.

Der Verf. beschreibt hier die Phaeophyceen, die während seiner zweiten südamerikanischen Reise 1907—1909 auf den Falklandsinseln, Süd-Georgien, im Feuerlande und in Patagonien gesammelt wurden, und die er später teilweise gemeinschaftlich mit dem verstorbenen Prof. Kuckuck auf Helgoland bestimmt hat. Ursprünglich hatte der Verf. eine bedeutend weitläufigere Publikation über die ganze subantarktische amerikanische Algenflora geplant, hatte aber darauf verzichten müssen, und nun wird statt dessen diese mit zahlreichen Zeichnungen und kritischen Bemerkungen versehene Artenliste publiziert.

Von der beinahe kosmopolitischen Gattung *Pilayella* werden ein paar neue Formen beschrieben. Eine neue *Ectocarpaceengattung* *Gononema* Kuck. et Skotts., auf eine *Ectocarpus pectinatus* und eine *Elachista ramosa* gegründet, wird aufgestellt, die Ähnlichkeiten sowohl mit den *Ectocarpaceen* wie mit den *Elachistaceen* zeigt. Sie zeigt die Tendenz der *Elachistaceen* zur Bildung eines kräftigen Basalkörpers, ist aber betreffs der aufrechten Fäden und ihrer Verzweigung mehr einem *Ectocarpus* ähnlich. Bemerkenswert ist, daß die Gametangien von zweierlei Art sind, teils größere basale, teils auch kleinere, sehr zahlreiche laterale längs den aufrechten Fäden. Auch unilokuläre Sporangien wurden bei einer Art beobachtet. Die Gattung ist ein Bindeglied zwischen den *Ectocarpaceen* und *Elachistaceen*. Der Verf. berichtet dann über zwei neue *Myrionema*-Arten, *M. fuegianum* und *M. patagonicum*, eine neue *Lithoderma*, *L. piliferum*, eine neue *Ralfsia*, *R. australis*, zwei neue *Elachista*-Arten, *E. rosarioides* und *E. pusilla*, und eine neue *Mesogloia*, *M. falklandica*. Der

letzte Fund hat ein ganz besonderes Interesse, da bisher keine *Mesogloia* von den antarktischen Wässern rapportiert worden ist.

Neue Beobachtungen über die merkwürdige Gattung *Caepidium* werden auch hier mitgeteilt. Der Verf. hatte diese Pflanze vorher auf seiner antarktischen Reise 1901—1903 beobachtet<sup>1</sup> und kam damals durch Studium der eigentümlichen gametangientragenden Blasensprosse, die eine gewisse Ähnlichkeit mit einer *Colpomenia* zeigen — sie wurden darum auch vom Verf. »*Colpomenia*-Sprosse« genannt — zu dem Resultate, daß *Caepidium*, das von seinem ersten Beschreiber J. G. Agardh unter die *Chordariaceen* gestellt wurde, statt dessen zu einer Familie *Punctariaceae* in sehr weit gefaßtem Sinne zu führen sei. Nun hat der Verf. ein reichlicheres Material von der Pflanze auch vom Sommer (November bis Februar) gesehen und auch fertile gametangientragende Sprosse gefunden. Diese aber haben nun eine deutliche *Chordaria*-Struktur, und so hat es sich wieder gezeigt, daß das feine systematische Gefühl J. G. Agardhs das Richtige getroffen hatte, wenn er *Caepidium* als *Chordariacee* auffaßte. In der Tat ist diese Pflanze auch eine höchst merkwürdige *Chordariacee*, die von einer horizontalen Gewebspartie aus teils die aufgetriebenen *Colpomenia*-ähnlichen Sprosse mit den plurilokulären Sporangien (Gametangien), teils auch die mehr typischen *Chordaria*-Sprosse mit den unilokulären Sporangien bildet. Soweit ist nun alles klar! Aber nun entsteht eine andere Frage. Repräsentieren die beiden verschiedenen Sprosse zwei voneinander getrennte alternierende Generationen, oder entstehen die beiden Sproßtypen von derselben Basalschicht? Der Verf. neigt aus mehreren Gründen jener Ansicht zu. Bemerkenswert ist jedenfalls, daß die typischen *Chordaria*-Sprosse nur in den Sommermonaten vorkommen, während die Blasensprosse das ganze Jahr hindurch zu finden sind. Natürlich muß man dem Verf. insoweit beistimmen, als man es hier nur mit einer Pflanze zu tun hat, ob aber auch ein regelmäßiger Generationswechsel vorliegt, muß wohl bis auf weiteres dahingestellt bleiben. Das *Caepidium*-Problem harrt also noch seiner definitiven Lösung.

Die Gattung *Cladothele* Hook. f. et Harv., die von verschiedenen Autoren als synonym mit *Stictyosiphon* und *Phloeospora* aufgefaßt wurde, wird nun wieder vom Verf. hergestellt, nachdem er gefunden hat, daß sie ein deutliches Scheitelzellenwachstum hat.

Von der Gattung *Adenocystis* werden einige neue anatomische Details gegeben. Betreffs der systematischen Stellung dieser Alge

<sup>1</sup>) Zur Kenntn. der subant. u. antarkt. Meeresalgen. I. *Phaeophyceen* in: Wiss. Ergebn. d. Schwed. Südpolarexp. 1901—1903. 4. Stockholm. 1907.

scheint der Verf. indessen nun seinen vorigen Standpunkt, daß *Adenocystis* eine ganz besondere Gruppe »*Adenocystideae*« — damals nur als »nomen nudum« ohne jede Diagnose aufgestellt — unter den *Punctariaceen* bilde, aufgegeben zu haben, und er diskutiert nun die verschiedenen Möglichkeiten eines natürlichen systematischen Anschlusses (an die *Laminariaceen*, *Chordaceen*? usw.) für die Gattung. Der Verf. steht auch nicht der Ansicht fremd gegenüber, daß *Adenocystis* und seine im Jahre 1907 aufgestellte Gattung *Utriculidium* vielleicht nur zwei Generationen von einer und derselben Pflanze darstellen.

Als neue Gattung wird *Cladochroa* aufgestellt. Sie hat in anatomischer Hinsicht *Adenocystis*-Struktur, stimmt aber im Habitus mehr mit einer *Chnoospora* überein. Jeder Zweig wird mit einer terminalen Haargrube abgeschlossen. Nur unilokuläre Sporangien sind bekannt.

Zum Schluß werden einige Beiträge zur Kenntnis der merkwürdigen, vom Verf. auf seiner ersten antarktischen Reise gefundenen *Ascoseira mirabilis* geliefert. Leider war auch diesmal das heimgebrachte Material sehr schlecht, etwas prinzipielles Neues über diese bemerkenswerte *Phaeophyceae* wird daher wohl kaum geliefert. Der Verf. tadelt, daß Ref. bei der Behandlung der *Phaeophyceen* in den Nachträgen (I: 2, S. 184) zu Engler und Prantl (*Die natürl. Pflanzenfam.*) die Familie »*Ascoseiraceae*« nicht gutgeheißen habe, aber dieser Name ist ja ein typisches »nomen nudum«, und die neu aufgestellte Familie konnte ja wegen Mangels an Material weder in der vorigen Publikation des Verf.s (1907), noch in der nun vorliegenden charakterisiert werden. Dieser Familienname ist also zufolge den Nomenklaturregeln, Art. 38, nicht gültig, und wenn man natürlich auch sehr gern dem Verf. in der Hinsicht zustimmt, daß die merkwürdige *Ascoseira* nicht gut in einer anderen der bisher bekannten *Phaeophyceen*-familien untergebracht werden kann, so genügt dieser einfache Hinweis doch nicht zur Neuauftellung einer Familie, die nicht charakterisiert werden kann. Man kann darum bis auf weiteres nichts anderes tun, als der eigenen Schlußfolgerung des Verf.s beipflichten, daß neue Untersuchungen unbedingt vonnöten sind, um *Ascoseira* zu verstehen.

Aus dieser neuen, gut illustrierten Algenarbeit von Skottsberg geht deutlich hervor, welch reiche Algenflora die antarktischen und subantarktischen Gegenden beherbergen. Viele interessante algologische Fragen warten hier auf ihre Lösung, und man mag lebhaft der Hoffnung des Verf.s beistimmen, daß eine biologische Meeresstation in diesen Gegenden nicht lange auf sich warten lassen möchte.

Svedelius.



**Fischer, H.,** Physiologische Leistungen primitivster Organismen in ihrer stammesgeschichtlichen Bedeutung.

Centralbl. f. Bakt. Abt. II. 1921. 55, 1 ff.

Der Ansicht des Verf.s, daß die »Uroorganismen«, die zuerst die erkaltete Erde besiedelten, die physiologischen Eigenschaften gehabt haben müssen, die es ihnen ermöglichten, »die Steinhülle der Erde gewissermaßen für das organische Leben urbar zu machen«, wird man beipflichten müssen. Daß allerdings, wie Verf. will, zu diesen Eigenschaften außer der Befähigung zur Bindung des freien Luftstickstoffs und zur Assimilation des Kohlendioxyds auch die zur Denitrifikation gehört, ist dem Ref. nicht ohne weiteres verständlich. Dagegen wird man den Darlegungen des Verf.s zustimmen, wonach bisher die genannten drei Eigenschaften nur bei Organismen aus der Klasse der Bakterien sicher nachgewiesen sind. Das dürfte indessen nicht genügen, um nun die Stickstoff bindenden, Kohlendioxyd assimilierenden, mit dem Vermögen »bakterieller Nitrifikation« (Verf.) ausgerüsteten Bakterien als die primitivsten und Uroorganismen anzusehen, zumal manche schwerwiegenden Überlegungen es nahe legen, die Bakterien überhaupt als reduzierte Organismen, jedenfalls als Produkte einer langen Entwicklung aufzufassen.

Bedenken hat Ref. auch gegen das vom Verf. ausführlicher angeführte Beispiel der Kohlensäurezerlegung. Sollte nicht auch bei seinem Radiobacter-Versuch die Genügsamkeit des Organismus im Zusammenhange mit dem Zutritt organischer Kohlenstoffverbindungen in der Luft den Gewinn an Kohlenstoff verursacht haben, der ohnedies dem Ref. durch die einfache Bestimmung des Glühverlustes um so weniger sicher nachgewiesen zu sein scheint, als jede nähere Angabe über die Methode fehlt. Ref. vermag auch nicht zu verstehen, wie und wo der Radiobacter in der benutzten anorganischen Nährlösung die Energiequelle zur Zerlegung des  $\text{CO}_2$  gefunden hat. Behrens.

**Potthoff, Heinz,** Zur Entwicklungsgeschichte der Gattungen Chromatium und Spirillum.

Centralbl. f. Bakt. II. Abt. 1921. 55, 9—13.

Verf., im botanischen Institut in Münster mit einer Monographie der Spirillen beschäftigt, fand Gelegenheit, eine bisher kaum beachtete Beobachtung Försters aus dem Jahre 1892 über das Vorkommen von kopulationsartigen Verbindungsstadien zwischen Chromatium-Individuen zu bestätigen und zu erweitern. Bei Chromatium Okenii wurden diese Verbindungsstadien im Frühjahr und Herbst gefunden. Die Individuen

trugen eine bis mehrere kleine seitliche Ausstülpungen, mit denen sie, soweit Kopulationsstadien da waren, aneinander hafteten. Bei Lebendfärbung mit Methylenblau, die leider nach einiger Zeit schon die Beweglichkeit aufhebt, färbten sich zunächst die Ausstülpungen (Knospen), die also besonders durchlässig sind, dann aber auch die Chromatien selbst, und zwar diese stärker und schneller als Chromatien ohne Knospen. Während bei *Chromatium Okenii* nur die Trennung der verbundenen Individuen beobachtet werden konnte, gelang es bei einem dem *Rhodosp. photometricum* Molisch gleichenden *Rhodospirillum* auch, die Entstehung der Verbindungsstadien zu beobachten. Dabei war vielfach deutlich ein Suchen und Tasten des einen zur Verbindung sich anschickenden Spirillum zu bemerken. Es wurden bis zu zwei Brücken bei dem *Rhodospirillum* beobachtet. Ferner begegnete Verf. Verbindungsstadien bei *Spirillum volutans* und einem morphologisch dem *Spirillum rubrum* gleichenden Organismus, nicht aber bisher bei *Sp. serpens*, *undula majus*, *minus* oder *tenuis*.

Daß den eigenartigen Kopulationsvorgängen Sexualreaktionen zu Grunde liegen, wie schon Förster annahm, ist wenigstens sehr wahrscheinlich, und man kann dementsprechend die Wichtigkeit dieser Bestätigung und Erweiterung von Försters Beobachtungen kaum überschätzen, auch wenn sich des Verf.s Vermutung von der weiteren Verbreitung solcher Vorkommnisse bei Bakterien nicht bewahrheiten sollte. Erwünscht wäre neben der Fortsetzung der Beobachtung und ihrer Ausdehnung auf möglichst zahlreiche andere Formen insbesondere die Inangriffnahme der schwierigen zytologischen Untersuchung, da die bisherigen Beobachtungen in dieser Beziehung nur dürftig sind und kaum Schlüsse zulassen.

Behrens.

### **Briosi, G., e Farneti, R., Sulla moria dei castagni (mal dell' inchiostro).**

Atti dell' Istituto Bot. dell' Università di Pavia. 1921. Ser. II. 18.

Die vorliegende Veröffentlichung über das viel behandelte Kastaniensterben besteht aus einer Anzahl von Manuskripten, die Montemartini im Nachlaß der beiden Verff. gefunden und aus Pietätsgründen unverändert und ohne den Versuch, das Unfertige zu ergänzen, herausgegeben hat. Die letzten Niederschriften stammen vom Jahre 1917, so daß die seither erschienenen Arbeiten, insbesondere von Petri, nicht mehr berücksichtigt sind. Eine ausführliche Einleitung, bestehend aus 8 Kapiteln, beschäftigt sich mit der Darstellung und Kritik der bisherigen außerordentlich divergierenden Anschauungen über die Natur und Ursache des Übels und legt deren Unzulänglichkeit dar. In dem besonders

unvollständigen 9. Kapitel teilt der Herausgeber zunächst die Diagnosen der 3 Pilze mit, denen Briosi und Farneti das Absterben zuschreiben: die beiden Fungi imperfecti *Coryneum perniciosum* Br. et Farn. und *Fusicoccum perniciosum* n. sp. und den Ascomyceten *Melanconis perniciosa* n. sp., und die auf den Stammorganen der Edelkastanie parasitieren. Das Absterben und die Verfärbung der Wurzeln ist eine sekundäre Phase der zunächst auf die oberirdischen Organe beschränkten Krankheit, stellt sich erst nach dem Absterben der oberirdischen Teile ein und beruht keineswegs auf der Tätigkeit eines Pilzes in den unterirdischen Teilen. Eine Anzahl von Schlüssen und Überlegungen aus der Feder der Verff. schließt sich an. Auch die zahlreichen (17) schönen Tafeln, für die Farneti glücklicherweise eine eingehende Erklärung hinterlassen hat, gehören zu diesem Kapitel. Sie bilden den wertvollsten Teil des Torso. Die beiden Schlußkapitel beschäftigen sich mit den praktischen Maßnahmen zur Bekämpfung des Übels und mit Bekämpfungsversuchen.

Als wertvolle, übrigens bereits anderwärts veröffentlichte Ergebnisse der Arbeiten Briosis und Farnetis über das Kastaniensterben bezeichnet der Herausgeber in der Vorrede den Nachweis, daß die Erkrankung eine solche der oberirdischen Teile des Kastanienbaumes ist, und den experimentellen Beweis für die Pathogenität des *Coryneum perniciosum* und sein häufiges, nach ihm regelmäßiges Vorkommen auf den erkrankten Pflanzen.

Behrens.

### **Böttger, Hildegard, Über die Giftwirkung der Nitrate auf niedere Organismen.**

Centralbl. f. Bakt. II. Abt. 1921. 54, 220ff.

Die Verf.n hat beim Studieren der Literatur den Eindruck gewonnen, daß die Nitrate, die bevorzugte Stickstoffquelle der höheren (wohl grünen) Pflanzen und eine durchaus zusagende vieler, wenn nicht der meisten Pilze, unter gewissen Umständen auch schädlich wirken können, und sich zur Aufgabe gemacht, diese schädigende Wirkung einmal kritisch zu untersuchen. Zur Prüfung dienten Na-, K-, Ca-, Mg-Nitrate und von Organismen Saccharomyceten, die Nitrate nicht verarbeiten, Kahmpilze, Schimmelpilze (*Aspergillus niger* und *glaucus*, *Penicillium corymbiferum*, *Oidium lactis*) und Bakterien (denitrifizierende, Milchsäurebildner). Durch die Ergebnisse ihrer Versuche glaubt die Verf.n die unter Umständen schädigende Wirkung der Nitrate bestätigt zu finden, obgleich gerade bei den besonders ausführlich behandelten Hefen Ref. die Unterschiede oft recht gering findet. Wenigstens hätte er gewünscht, daß durch eine Anzahl von Parallelversuchen die Genauigkeitsgrenzen der Be-



stimmung besonders der Gärtätigkeit festgestellt wären. Immerhin scheint auch ihm aus der im allgemeinen gleichen Richtung der Unterschiede eine geringe Schädlichkeit der Nitrate gegenüber Hefen sehr wahrscheinlich. Für die verschiedenen Funktionen der Organismen ist der Grad der Schädlichkeit ein und derselben Nitratkonzentration verschieden. Daß der osmotische Druck bei der Schädigung nur eine sekundäre Rolle spielt, beweist der Vergleich mit äquimolekularen Kaliumsulfatlösungen. An der Schädigung sind Kation und Anion beteiligt. Von den Anionen sind Mg und Ca besonders schädlich, Kaliumnitrat ist weniger schädlich als Natronsalpeter. Aber auch die  $\text{NO}_3$ -Gruppe ist giftig; fraglich ist nur, ob sie als Kation, wie Verf. für wahrscheinlich hält, oder als Bestandteil der nicht dissoziierten Molekel wirkt.

Behrens.

**Kunkel, L. O.,** A possible causative agent for the mosaic disease of corn.

Advance print Bulletin of the Experiment Station Hawaiian Sugar Planters Association. Botanical Series. 1921. 3. Nr. 1.

Trotz zahlreicher Bemühungen ist die Ätiologie der bei zahlreichen Pflanzen beobachteten ansteckenden »Mosaikkrankheiten« noch ungeklärt. Contagium vivum fluidum, eigenartige Enzyme, Organismen von ultramikroskopischer Größenordnung usw. wurden auf Grund der Tatsache, daß bisher parasitische Organismen als ursächlich bei der Krankheit beteiligt nicht nachgewiesen werden konnten, herangezogen, ohne daß diese hypothetischen Urheber kritischem Sinn hätten genügen können. Nun hat Kunkel bei einer auf den Hawai-Inseln verbreiteten Mosaikkrankheit des Mais in den lebenden Zellen der erkrankten Gewebe, und nur in diesen, regelmäßig, dem Zellkern anhaftend oder doch ihm nahe liegend, eigenartige, oft mit Vakuolen versehene, wie Plasma sich färbende Körper, gewöhnlich mit Netzstruktur, gefunden und nimmt an, daß diese Körper parasitische Organismen und die Urheber der Krankheit sind; er vergleicht sie u. a. mit den Negrischen Körpern in Hirnzellen bei toten Hunden, die von Calkins für Protozoen gehalten werden. Leider ist es dem Verf. indessen nicht gelungen, den Nachweis zu führen, daß die von ihm beobachteten Fremdkörper selbständige Lebewesen und nicht etwa Produkte der erkrankten Zellen sind. Seine Beobachtungen können also nur als Fingerzeige für künftige Studien dienen.

Die Mosaikkrankheit äußert sich beim Mais sowohl auf den Blättern wie auf und in den Stengeln. In den erkrankten, soweit normal chlorophyllführend, weniger tiefgrün bis gelb gefärbten Partien werden die Zellwände bei fortschreitender Erkrankung dicker und weich, die Zellen vereinzeln sich, und die ganzen Partien sterben ab. Die Mosaik-

krankheit des Zuckerrohres gleicht in allen der des Mais, auch die eigenartigen Zellinhaltskörper fehlen dort nicht. Die erkrankten Maispflanzen sind meist verzwergt. Nicht anfällige Sorten wurden nicht gefunden. 12 Tafeln zeigen erkrankte Pflanzen und Blätter, kranke Zellen und, leider z. T. wenig deutlich, Querschnitte durch erkrankte Blätter und Stengel. Behrens.

### Wells, B. W., Evolution of Zooecidia.

Bot. Gazette. 1921. 71, 358—377. No. 5.

Betrachtungen über die histologische Struktur und die Form der Zooezidien führen den Verf. zu Mutmaßungen über die phylogenetische Entwicklung der Zezidozoen bzw. der Gallentypen. Er folgt der Einteilung des Ref., der die primitiv gebauten kataplasmatischen Gallen von den hochorganisierten prosoplasmatischen zu unterscheiden empfiehlt: die kataplasmatischen sind nach Verf. auch die im phylogenetischen Sinne tiefer stehenden; die prosoplasmatischen gehen aus jenen hervor. Die Entstehung kataplasmatischer Gallen bedeute eine mehr oder minder weitgehende Tilgung der histologischen Normalstruktur, schließlich sogar die Produktion völlig homogenen Gewebes; die prosoplasmatischen Gallen sind durch neuartige, dem normalen Organ fremde Differenzierungen gekennzeichnet. Die Hauptgruppen der Zezidozoen werden der Reihe nach auf ihre Gallenformen hin geprüft; bei den durch zahlreiche Gallenbildner vertretenen Gruppen findet Verf. zumeist (Psyllidae, Cocciden, Dipteren u. a.) mehrere Urtypen, von welchen sich die Formen der bekannten Gallen ableiten lassen, während z. B. bei der formenreichen Gruppe der Aphididengallen der Typus der Blattfalte zur Ableitung der übrigen genügt.

Der Wunsch, phylogenetische Zusammenhänge zwischen den Hauptformen der Gallen aufzudecken, entspricht vielleicht der Auffassung des Verf.s von der Entstehung der Gallen (*«the germ plasm of cecidozoon is the place of origin of gall forms»; «in its early stages (kataplasmas) with regard to certain characters, the plant's germ plasm dominates, while in its later stages (prosoplasmas) the animal's germ plasm gains control»*). Nicht alle Morphologen werden von der Lösung, die Verf. für sein Problem findet, befriedigt sein; über die Schwierigkeiten, die sich aus dem Auftreten prosoplasmatischer Gallen unter den (im allgemeinen kataplasmatischen) Mykozezidien ergeben, geht Verf. hinweg. Der Hinweis darauf, daß die prosoplasmatischen Gallen zunächst ein kataplasmatisches Anfangsstadium durchlaufen, bedeutet eine Anwendung des (für den Botaniker völlig gleichgültigen) biogenetischen »Grundgesetzes«, die keinerlei überzeugende Kraft haben kann. Küster.

**Leeuwen, Docters van W.**, The galls of »Krakatau« and »Verlaten eiland« (desert island) in 1919.

Ann. jard. bot. Buitenzorg. 1920. 31, 57—82.

Die Zezidozoen sind zum großen Teil flügellose oder mit nur geringer Flugfähigkeit begabte Tiere. Im Anschluß an Hieronymus hat Ref. einige Sätze aufgestellt, mit welchen die Bedeutung der Gallengeographie für die historische Pflanzengeographie erläutert werden soll. Sie gelten nur für solche Zezidozoen, die nicht anders als durch aktive Bewegung sich verbreiten können. Welche Bedeutung für die Verbreitung der Gallentiere andere Faktoren gewinnen können (anemo-, hydro-, zoochore Gallen bzw. Zezidozoen), ist eine bisher nur selten und mit bescheidenen Erfolgen behandelte Frage. Es war daher ein glücklicher Gedanke des Verf.s, die Flora des Krakatau im Jahre 1919 — d. i. sechsunddreißig Jahre nach der Eruption — auf ihre Gallen zu prüfen. Er fand von diesen 24 Arten auf 13 Wirtspflanzen — darunter 13 Gallmilben, 7 Gallmücken, 3 Psylliden und 1 Aphis. Seine Befunde geben zwar über die Mechanik der Gallen- und Zezidozoenverbreitung keine sicheren Aufschlüsse, lassen aber keinen Zweifel daran, daß passive Verbreitung der Gallentiere in den Tropen eine große Rolle spielt.

Die auf dem Krakatau gefundenen Gallen werden abgebildet und beschrieben. Küster.

**Steinmann, G.**, Rhätische Floren und Landverbindungen auf der Südhalbkugel.

Geolog. Rundschau. 1921. 11, 350—354. 1 Textfig.

Von Arber waren bereits im Jahre 1913 und später 1917 aus Neuseeland Pflanzenfunde aus dem Rhät angegeben worden, unter denen vor allem das sogenannte »Linguifolium« größeres Interesse in Anspruch nahm. Es ist eine Form, die äußerlich vollkommen den bekannten Glossopteris-Arten gleicht, sich aber durch das Fehlen der Maschenaderung davon unterscheidet. Verf. knüpft an die Arberschen Veröffentlichungen an, die er durch weitere eigene Untersuchungen und Bemerkungen ergänzt. Er ist mit Arber der Meinung, daß sich »Linguifolium« von Glossopteris sehr unterscheidet; er schließt (mit Arber), daß Neuseeland niemals ein Teil des Gondwanalandes gewesen sei. Da die genannten Formen sich auch in Chile und vermutlich in Queensland finden, so ist er der Meinung, daß zur Rhätzeit zwischen diesen Gebieten Landverbindungen existiert haben, entweder direkt über den Stillen Ozean oder über die Antarktis. Er scheint dabei der ersteren Auffassung den Vorzug zu geben.



Man sieht, daß sich an diese Materialien weitgehende Folgerungen in paläogeographischer und pflanzengeographischer Hinsicht knüpfen. Um so vorsichtiger sollten diese Betrachtungen abgewogen werden. Zunächst: ist die Verwandtschaft von *Linguifolium* mit *Glossopteris* wirklich so gering wie es Arber und Steinmann glauben machen möchten? Schon Seward hatte sich im Gegenteil dafür ausgesprochen, daß eine nähere verwandtschaftliche Beziehung zwischen beiden Formen angenommen werden könne und daß für ihn »*Linguifolium*« keinen Beweis bilde, daß Neuseeland nichts mit dem Gondwanalande zu tun gehabt habe. In der Tat bietet das Merkmal der fehlenden Maschenaderung bei der ganzen Sachlage keinen genügenden Anhalt, eine weitgehende Isolierung des »*Linguifolium*« vorzunehmen; wenn man dies durch Namengebung tun wollte, so war der Zeillersche Name *Lesleya*, den schon Solms ganz richtig für den Chilenischen Typ benutzt hatte, vorhanden. Arber hat früher in einer kleinen Schrift über homologe Formen wie *Lonchopteris* und *Alethopteris*, *Neuropteris* und *Linopteris*, auf die sonst völlige Übereinstimmung solcher nur durch die Aderung verschiedenen Typen hingewiesen, und heute neigen wohl die Forscher mehr dazu, hinsichtlich der natürlichen Verwandtschaft den anderen Merkmalen, die diese Pflanzen bieten, größeres Gewicht beizulegen (s. Gothan, Lehrbuch der Paläobotanik, S. 99). Aber abgesehen davon kann man noch in dem Vorhandensein eines bisher nicht genügend beachteten Typs in der neuseeländischen Rhä flora einen direkten Hinweis auf die Zugehörigkeit zur Gondwanaflore erblicken. Es ist die sogenannte »*Thinnfeldia*« *odontopteroides*, vom Ref. als *Dicroïdium* bezeichnet; wenn auch nur in der rhätischen Flora der älteren Gondwanaflore auftretend, so ist sie allein, wie ich a. a. O. S. 462 hervorgehoben habe, schon genügend, das betreffende Gebiet als ehemaligen Teil der Gondwanaflore zu charakterisieren. Was nun die ehemaligen Landverbindungen anlangt, so möchte ich diese in der Richtung über die Antarktis suchen, weil im Lichte der Funde der Scottschen Südpolarexpedition die ganze *Glossopteris*-flora mehr als je als eine circumpolar verbreitete erscheint; hat doch diese Expedition in 85° s. Br. unleugbare Spuren davon gefunden.

W. Gothan.

**Coulter, John, M., und Land, W. J. G.,** A homosporous american *Lepidostrobus*.

Bot. Gazette. 1921. 72, 106—108.

Die Verff. hatten früher in derselben Zeitschrift (1911) bereits einen strukturzeigenden *Lepidostrobus* von Warren County, Iowa, beschrieben,

von dem indeß nur der obere Teil erhalten war. Nunmehr sind an demselben Fundort weitere Zapfenreste gesammelt worden und unter anderen haben sich auch die fehlenden Basalteile des früheren Zapfens gefunden. Diese zeigen ebenfalls nur Mikrosporen, und die Verff. sprechen sich dafür aus, daß die Pflanze überhaupt homospor gewesen sei. Die Autoren betonen, daß der Zapfen als etwaige homospore Lycopodiale des Paläozoicums von größerem phylogenetischen Interesse ist. Bei der großen Seltenheit strukturbietender Karbonpflanzen in Nordamerika haben die Funde für die amerikanische Paläobotanik noch ein besonderes Interesse. Zu den Ansichten der Autoren ist jedoch zu bemerken, daß auch andere Lepidostroben mit nur einerlei Sporen bekannt sind, unter anderen der bekannteste *L. oldhamius*; bei allen diesen Formen ist jedoch im Auge zu behalten, daß die etwa vorhandenen Makrosporen in gesonderten Fruktifikationen enthalten gewesen sein können. Diese brauchen nicht Zapfenform gehabt zu haben — Zapfen mit nur Makrosporen kennen wir ja auch nicht; — jedenfalls muß man sich hüten, aus dem Vorkommen von nur mikrosporen Zapfen auf Homosporie zu schließen.

W. Gothan.

### Heimann-Winowar, Paula, Beiträge zur Embryologie von *Colchicum autumnale* L.

Arb. a. d. Inst. f. allg. Bot. u. Pflanzenphysiologie d. U. Zürich. 1919. 21. Diss. 2 Taf. u. 11 Textfig. 1—64.

Um die Widersprüche, die zwischen den älteren Angaben Hofmeisters<sup>1</sup> und denen Furlanis<sup>2</sup> bestanden, aufzuklären, ward diese Arbeit unternommen. Während Hofmeister eine im allgemeinen normale, nicht von derjenigen anderer Monokotyledonen abweichende Entwicklung angegeben hatte, sollte nach Furlani Nucellarembryonie vorkommen; auch in anderen Punkten fanden sich Abweichungen in den beiderlei Angaben.

Bemerkenswert erscheinen folgende Tatsachen:

Bei der Bildung der Pollenkörner wird kein Periplasmodium gebildet, doch werden die zunächst besonders plasmareichen Tapetenzellen langsam resorbiert. Die Reduktionsteilung erfolgt normal bei, aller Wahrscheinlichkeit nach, 12 Chromosomen der haploiden Phase. Die zunächst der Pollenkornwandung anliegende linsenförmige generative Zelle löst sich im reifen Pollenkorn schon vor der Keimung von der Wand ab,

<sup>1</sup>) Hofmeister, W., Neue Beitr. z. Kenntn. d. Embryobildung der Phanerogamen. II. Monokotyledonen. 1861.

<sup>2</sup>) Furlani, J., Z. Embryologie v. *Colchicum autumnale* L. Österr. bot. Zeitschr. 1904. 54, 318—324 u. 373—379. Taf. VII.

nimmt kugelige Form an und scheint ihre Selbständigkeit bald aufzugeben.

Die in der subepidermalen Schicht des Nucellus liegende Embryosackmutterzelle erfährt normale Reduktion. Die unterste der Tetradenzellen wird zum Embryosack, obwohl bisweilen die drittoberste Zelle Neigung zur Weiterentwicklung zu besitzen scheint. Durch die Größenzunahme des Embryosackes wird der Nucellus bis auf die oberen Kappenzellen schon vor der Befruchtung verdrängt. Die Lage des Kernes in den mit deutlichem, aus Zellulose bestehendem Fadenapparat ausgerüsteten Synergiden ist in ihrem oberen Ende; sie sind mit dichtem Plasma gefüllt, während die tiefer inserierte mehr kugelige Eizelle plasmaarm erscheint. Bisweilen dringen mehrere Pollenschläuche in den Embryosack ein. Von einer »Doppelbefruchtung« kann aber nicht gesprochen werden, im Gegensatz zum Verf., da nur der Inhalt eines Pollenschlauches mit den weiblichen Kernen verschmilzt, wie deutlich gezeigt wird. Die im Herbst befruchtete Eizelle ruht während des ganzen Winters, sie verändert in dieser Zeit ihre Lage und nimmt eine seitliche Wandstellung ein, was vermutlich wohl Furlani zur Annahme von Nucellarembryonie bewog. Die Endospermentwicklung geht während des ganzen Winters voran, worauf im Frühjahr auch die Keimzelle zur Embryoausbildung schreitet. Die Nucelluskappe, die sich am längsten vom ganzen Nucellus erhalten hatte, wird nach erfolgter Befruchtung langsam resorbiert. —

Wenn Furlani zu wesentlich anderen Zeitangaben kommt, so hängt das damit zusammen, daß er die Knollen im Gewächshaus während des Winters weiter kultivierte, während Verf. sie dauernd im Freien hielt. Ob etwa die von Furlani angegebene Nucellarembryonie ebenfalls durch diese Kulturmethode befördert werden könnte oder diese Angabe doch nur auf der Verwechslung mit der seitlich gelagerten Keimzelle beruht, muß einstweilen dahingestellt bleiben.

G. Karsten.

### Chamberlain, Charles J., Growth rings in a Monocotyl.

Bot. Gazette. Okt. 1921. 72, 5, 293—304. 16 Fig.

Verf. konnte an *Aloë ferox* und anderen Spezies der Gattung Jahresringbildung beobachten. Er gibt Schilderungen des Dickenzuwachses, die nicht wesentlich von dem Bekannten abweichen. Im primären Stamm beschreibt er — neben den normalen amphivasalen — Bündel, deren Siebteil allmählich aufgelöst wird, während das Lumen von Tracheiden und Tracheen sich mit Inhalt füllt, der mit dem des verschwundenen Siebteils übereinstimmen soll. Gleich eigenartig ist es,



daß rings um solche Bündel im umliegenden Parenchym eine starke Teilungstätigkeit der Zellen einsetzt, so daß vom Bündel nach außen regelmäßige Zellreihen bis zu acht Zellen sich finden, worauf das weitere Wachstum aufhört. Alles dies wird durch Figuren belegt.

Ebenso sollen bei schwächerer und stärkerer Vergrößerung aufgenommene Abbildungen die Jahresringe zeigen. Sie werden in der umfangreichsten 10mal vergrößerten Wiedergabe sogar von 1—6 bezeichnet. Ref. muß aber gestehen, daß weder die schwach, noch die stärker vergrößerte Figur imstande gewesen wäre, ihm eine deutliche Vorstellung von den Jahresringen zu geben. Helle, durch eine Ecke gehende Streifen in den schwächer vergrößerten Figuren sollen dem offenbar entsprechen. Sollte die stärker vergrößerte Figur ebenso orientiert sein, so wären zwar die Parastichen der ziemlich regelmäßig angeordneten Bündel deutlich, aber wie daraus Jahresringe konstruiert werden sollen, ist trotz der beigegebenen Zahlen unerfindlich.

Nach den wiedergegebenen Schilderungen zweier afrikanischer Botaniker scheinen Ref. auch die klimatischen Bedingungen der Jahresringbildung wenig günstig; Verf. selbst bezeichnet sie als »erratic«. Jedenfalls glaubt Ref. auf deutlichere Bilder und Beweise warten zu müssen, bis er die an und für sich nicht unmögliche Jahresringbildung bei Monokotylen als gesicherten Bestand der Wissenschaft anzusehen sich entschließen könnte.

G. Karsten.

### **Blaauw, A. H.,** Over de Periodiciteit van *Hyacinthus orientalis*.

Mededeelingen van de Landbouwhoogeschool. 1920. 18. No. 3. 1—82.  
46 Fig. auf 5 Taf. und im Text. Englische Zusammenfassung.

### **Luyten, Ida,** De Periodiciteit van de Knopontwikkeling bij den Pruim.

Ebenda. No. 4. 103—148. 28 Fig. im Text und auf 2 Doppeltaf. Zusammenfassung in Englisch.

### —, en **Versluys, Martha C.,** De Periodiciteit van de Knopontwikkeling bij *Rhododendron*, *Azalea* en *Syringa*.

Ebenda. 1921. 22. No. 6. 1—128. Mit 91 Fig. im Text und auf 8 Doppeltaf. Englische Zusammenfassung.

Die grundlegende, erstgenannte Arbeit von Blaauw hebt in der Einleitung hervor, daß in der experimentellen Morphologie zunächst einmal der normale Gang der Entwicklung unter den der Regel nach

herrschenden äußeren Faktoren bekannt sein müsse, bevor man die durch Abänderung dieser Faktoren zu erzielenden Entwicklungsabweichungen richtig beurteilen könne. Dabei ist es notwendig, den Einfluß jedes einzelnen Faktors unter Berücksichtigung des Entwicklungszustandes der Versuchspflanze zu kennen.

Für das gewählte Untersuchungsobjekt *Hyacinthus orientalis* var. *Queen of the Blues* und vergleichsweise die frühblühende var. *Innocence* kamen Entstehung der Knospe, Blattbildung, Blütenbildung und Vergrößerung der Organe vor, während und nach der Blüte als wesentliche Punkte in Betracht.

Im April 1918 ist eine Knospe auf dem Zwiebelkuchen unmittelbar gegen den Infloreszenzstiel gelegen, in der Achsel des jüngsten der zur Zeit assimilierenden Blätter. Das erste Auftreten dieser Knospe reicht auf Juli/August 1917 zurück und sie wird die Blätter, die 1919 assimilieren, und die Infloreszenz desselben Jahres liefern. Auf dem Querschnitt der Zwiebel sieht man die Zwiebelschuppen von 1918, 1917 und auch noch 1916 zum Teil. Jedes Jahr beginnt mit zwei in der Zwiebel verbleibenden Schuppenblättern, auf die fünf bis sechs Laubblattbasen folgen. Die erwähnte junge Knospe zeigt nur ihre beiden Schuppenblätter getroffen, da die Laubblattanlagen unter der Ebene des Schnittes liegen.

Die Entwicklung dieser Knospe vom Oktober 1917 an, wo zwei kleine Blättchen vorhanden sind, geht dann in der ins Freie verpflanzten Zwiebel vor sich. Die Knospe mißt 1—1¼ mm. Bei der niedrigen Temperatur erfolgt die Weiterentwicklung sehr langsam, Anfang März ist eine Größe von 2—3 mm erreicht und weitere 4—5 Blattanlagen sind vorhanden. Während die ein Jahr älteren Blätter sich im März und April entfalten, füllen sich die Schuppenblätter, welche die jüngeren Anlagen umhüllen mit Reservestoffen und, wenn die Zwiebeln nach der Blüte aus dem Boden genommen werden, sind bis Juli 1918 acht Blätter (zwei Schuppen- und sechs Laubblätter) vorhanden. Erstere sind 30½ und 24½ mm lang, die Laubblätter dem Alter nach 8, 6, 5, 4,5, 3,5 und 2,5 mm. Die Bildung von Blättern ist damit abgeschlossen.

Nachdem die Periode der Blattbildung überwunden ist, tritt die Zwiebel in das erste Stadium der Infloreszenzbildung ein. Die im Juni ausgegrabene Zwiebel hat Laubblätter und Wurzeln des Jahres verloren, der Vegetationspunkt ist noch flach. Doch machen sich in der Achsel des jüngsten Blattes und etwas höher zwei leichte Schwellungen bemerkbar, die auf mikroskopischen Schnitten durch lebhafte Färbung der in aktiver Teilungstätigkeit befindlichen Kerne auffallen.

Die obere 300—400  $\mu$  erreichende Schwellung ist die erste Blütenanlage, die untere ist der erste Beginn der neuen Achselknospe. Dieses Stadium II war Juli 1918 erreicht. Der Vegetationskegel wird darauf steiler, 600—800  $\mu$  hoch und die Blütenanlage setzt sich durch eine flache Rinne vom übrigen Gewebe ab; dieses Stadium III zeigt sich etwa am 10.—13. August. Jetzt treten bald weitere Blütenanlagen auf, eine jede mit einem Deckblatt beginnend, die Infloreszenz ist am 20.—25. August 1,2—1,8 mm hoch geworden und in das IV. Stadium eingetreten. Die äußeren Perigonblätter differenzieren sich zunächst, womit am 27. August bis 1. September das Stadium V erreicht wird. In einigen der unteren Blüten erscheint bald links bald rechts seitlich das Rudiment eines kleineren Blättchens, das wohl als Vorblatt zu deuten wäre. Alsdann bilden sich die inneren Perigonblätter, während die Spitzen der äußeren tief in die Blütenanlage hinein wachsen, in der sich alternierend die beiden Staubblattkreise und drei zunächst offene Karpelle entwickeln. Am 8. September befindet sich die Infloreszenz in diesem VI. Stadium, Ende September schließen sich die Karpelle und in der zweiten Hälfte vom Oktober findet die Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen statt. Die Infloreszenzachse hat inzwischen die ihr mögliche Zahl von Blütenanlagen hervorgebracht und schließt blind ab. Damit sind alle wesentlichen Organe der Blüte angelegt. Eine Ruheperiode findet sich also in der trocken liegenden Zwiebel nicht, wie schon daraus hervorgeht, daß der Vegetationspunkt, der im Stadium I etwa 2500 Zellen enthalten mag, im Stadium II 8000, III 24000 und IV 80000 Zellen zählen dürfte und nach Beendigung der Blütenanlage an der neuen jungen Knospe weiterbaut.

Den ersten Beginn der neuen Knospe, die 1920 blühen wird, findet man stets gleichzeitig (Juli 1918) mit der Hervorwölbung der ersten Blütenanlage an der Infloreszenzachse (für 1919) und zwar, wie erwähnt, direkt unter ihr. Die zunächst nur mikroskopisch wahrnehmbare Anlage tritt dann ein wenig hervor und differenziert sich von der Mutterachse. Das erste Blättchen ist der Mutterachse zugekehrt. Nach weiteren 2—3 Wochen wird diese neue Knospe unabhängiger und füllt den Raum zwischen Infloreszenzachse und dem Stützblatte aus. Ende August 1918 erhebt sich das erste Blatt über den Vegetationsscheitel. Im September folgt das zweite Blatt an der entgegengesetzten Seite. Und vom Oktober ab tritt die Entwicklung ein, wie sie schon für 1917 beschrieben wurde. Die definitive Ausdehnung der Organe, deren Anlage hier verfolgt worden ist, ergibt nachstehende Maße:



	Hauptachse	Blatt	Blattumfang an der Basis
27. August 1918	1,5—2,25 mm	8 mm	— mm
17. September	5—8 „	12 „	— „
29. Oktober	25 „	30 „	— „
28. Dezember	50 „	55 „	— „
22. Januar 1919	66 „	71 „	— „
20. Februar	83 „	89 „	— „
21. März	129 „	146 „	36 „
2. Mai	322 „	291 „	38 „
23. Juni	—	473 „	84 „

Die ganze Entwicklung ist überwiegend der Temperatur unterworfen, denn Licht hat auf die unterirdisch sich bildenden Organe keinen Einfluß, Feuchtigkeit ist bei der niedrigen Wintertemperatur hinreichend in der Zwiebel enthalten, aber Wärme als der im Minimum gegebene Faktor stellt für das Wachstum die allein ausschlaggebende Bedingung dar, was vom Verf. durch Kurven belegt wird. Die Wachstumsverteilung in den Blättern ist derart, daß zunächst innerhalb der Zwiebel sehr starkes Wachstum herrscht, ferner im ganzen Blatt, zuletzt aber nur an der Basis, wo in der Blattscheide stetiges Nachwachsen stattfindet, bis die Blätter vertrocknen und auch ihre in der Zwiebel steckende Basalpartie langsam das Wachstum einstellt.

Einige Versuche, die Entwicklung irgendwie zu ändern, mußten sich nach dem Gesagten im wesentlichen auf Temperaturänderungen beziehen. Anwendung niedriger Temperatur, 3° für neun Wochen, in der Zeit der Blütenbildung hemmt diese, wie auch die Blatt- und Wurzelentwicklung; die Blätter bleiben auf dem Stadium der Schuppenblätter. Aber auch hohe Temperatur von 32° gibt nur kümmerliche, grün bleibende und geschlossene Blüten, unregelmäßige Zahlenverhältnisse werden sowohl bei niedriger, als bei hoher Temperatur erhalten. 25° schien trotz der starken Austrocknung günstiger zu wirken als 18°. Die Frage soll weiter geprüft werden. —

Zum Antreiben von Hyazinthen läßt man in Holland trockene Hitze auf die um den 10. Juni aus der Erde genommenen Zwiebeln einwirken und zwar drei Wochen lang von  $\pm 30^{\circ}$  beginnend und langsam zu niederen Temperaturen übergehend. Je nach dem Beginn dieser Versuche, 20. Mai (C), 3. Juni (D), 12. Juni (F), ergab sich, daß die vorbehandelten Zwiebeln F  $2\frac{1}{2}$  Wochen vor den nicht vorbehandelten zur Blüte gelangt und C noch  $2\frac{1}{2}$  Wochen vor F, so daß die Vorbehandlung nicht nur treibt, sondern auch den ganzen Entwicklungsgang beschleunigt, d. h. in kürzerer Zeit ablaufen läßt.

Auch auf die Blattbildung wirkt diese Vorbehandlung, indem durch Verminderung der Blattzahl ebenfalls Verkürzung der Perioden ausgelöst wird. Es leuchtet ein, daß in diesem das Treibverfahren genau analysierenden Abschnitt das für die für Holland wichtige Hyazinthenkultur wesentliche praktische Ergebnis liegt.

Auf Fragen, wie durch Entfernung der Infloreszenz in ganz frühem Stadium eine neue früher erzielt werden kann und auf die Bildung einer zweiten Infloreszenz gehe ich nicht weiter ein, möchte aber auf das vom Verf. offenbar nachträglich erzielte Ergebnis hinweisen, daß es durch rechtzeitige Einwirkung von Wärme jederzeit gelingt, die Blattbildung zum Stillstand zu bringen und an ihrer Stelle Blüten zu erzielen. Es ist also dem Verf. gelungen, wie Klebs durch intensive Beleuchtung bei der Buche jederzeit Austreiben der Knospen erzwang, die Hyazinthe jederzeit durch Wärme zur Blütenbildung zu bringen.

Das wichtigste Resultat aber bleibt der Nachweis, daß trotz der anscheinend besonders deutlich ausgeprägten Ruheperiode tatsächlich niemals ein völliger Stillstand der Innenentwicklung eintritt.

Die beiden weiter oben genannten Arbeiten aus demselben Laboratorium beschäftigen sich mit der Entwicklung der Laub- und Blütenknospen von Freilandsträuchern resp. Bäumen. Die Lebensbedingungen sind dementsprechend andere. Die Entwicklung der Pflaume mag noch als Beispiel geschildert sein: Im Mai bis Juni entwickelt der wachsende Vegetationspunkt der Blütenknospe in rascher Folge eine größere Zahl von Knospenschuppen, innerhalb deren Schutz die weitere Entwicklung verläuft. Um den Beginn des Juli beginnt die Blütenbildung und Ende Juli sind die Anfänge der Blüte und ihrer Deckblätter als Seitensprosse der Achse zu erkennen. Um den 7. August ist der Kelch differenziert, jede Blüte liegt in der Achsel ihrer Deckschuppe, alsbald erscheinen die Kronblattanlagen (13. August) alternierend mit den Kelchblättern, Ende August beginnen die Stamina zu erscheinen und am 20. September ca. erhebt sich der Fruchtknoten als einheitliche Bildung. So ist vom Juli bis Oktober die Blüte in allen ihren Teilen angelegt, sie hat dann eine Höhe von 0,3 bis 0,4 mm. Nach dem Ende des Oktober bis Dezember und halben Januar — die im betreffenden Jahre besonders kalt waren — tritt »Stagnation« ein, die in der zweiten Hälfte des Januar zunächst sehr langsam im Verhältnis zu der im betreffenden Jahr so frühzeitig steigenden Temperatur sich in Wachstum umzusetzen beginnt. Diese Wachstumsstockung, die bei der während des Winters unterirdisch sich entwickelnden Hyazinthe völlig fehlt, obgleich ja auch hier die Abhängigkeit von der Temperatur besonders betont werden mußte, ist nun bei den in der dritten Arbeit

behandelten Pflanzen, dem Rhododendron, Azalea und Syringa zu finden und dauert hier vom Ende Oktober sogar bis zum April (Azalea) oder doch bis Ende Februar. Daß es sich in allen Fällen lediglich um den direkten Einfluß der Temperatur handelt, wird durch Vergleichskurven nachgewiesen.

Schließlich sei noch die Entstehung der Knospen für die Pflaume angeführt, während ich für die anderen Pflanzen auf das Original verweisen muß. Der früheste Zeitpunkt, zu welchem ein Vegetationspunkt in der Blattachsel bemerkt werden konnte, war Mitte August als nackte kleine Erhebung. So findet sich die Knospenanlage noch unverändert. Anfang März des neuen Jahres und erst Mitte März werden die beiden quer zur Mutterachse stehenden Vorblätter gebildet. Ende März ist ein drittes Schuppenblatt entwickelt und bald beginnt jetzt die weitere Knospenschuppenbildung. In den Achseln der beiden Vorblätter entstehen um dieselbe Zeit kleine neue Vegetationspunkte und dieser Komplex von drei Knospenanlagen mit ihren Knospenschuppen wird dann im Juli auch äußerlich sichtbar hervortreten. So ist also die Mittelknospe eine Generation älter als die beiden Seitenknospen, die freilich nicht immer erhalten bleiben. So kommt eine erste Knospenanlage erst im dritten Jahre zur Blüte.

Während die Arbeit von Blaauw einige experimentell-morphologische Ansätze enthält und weitere in Aussicht stellt, sind die beiden anderen Arbeiten sehr sorgfältig ausgeführte Detailuntersuchungen, die eventuell eine brauchbare Grundlage für weitere experimentelle Arbeit darstellen können.

G. Karsten.

**Hunziker, Jacob**, Beiträge zur Anatomie von *Rafflesia Patma*. Bl.

Arb. a. d. Inst. f. allg. Bot. u. Pflanzenphysiologie d. U. Zürich. 1920. 22.

**Umiker, Otto**, Entwicklungsgesch. cytologische Untersuchungen an *Helosis guyanensis* Rich.

Ebenda. 23.

**Schoen, Max**, Entwicklungsgesch. cytologische Untersuchungen über die Pollenbildung und Bestäubung bei einigen *Burmannia*-Arten.

Ebenda. 24.

Diese drei Arbeiten aus dem Züricher Institut beruhen auf dem vom Direktor des Institutes mitgebrachten, resp. (Nr. 2) ihm aus Holl. Guyana zugesandten Material. Die erste Arbeit bietet nur anatomische Beschreibung der vegetativen und Blütenteile des Parasiten, die sich



ohne eingehende Beschreibung der Pflanze nicht wiedergeben lassen und daher im Original verglichen werden müssen.

Die zweite Arbeit beschreibt zunächst den Bau der Vegetationsorgane von *Helosis guyanensis*, wobei der Vergleich mit der verwandten *Balanophora* herbeigezogen wird. Die Nährpflanze war nicht genau festzustellen, der Wurzelbau normal. Die Knolle des Parasiten war von blasig aufgetriebenen Zellen begrenzt, deren Außenwände unverdickt aber deutlich kutikularisiert waren. Im parenchymatischen Gewebe waren Sklereiden mit ausgeprägt geschichteter Wandung häufig. Sehr deutlich ließ sich der Anschluß des Parasiten an die Wirtspflanze in der Verschiedenheit der Zellen verfolgen. Die Wirtspflanze zeigte an den Grenzstellen faseriges Grundgewebe und weite deutlich getüpfelte Gefäße, an diese schlossen sich die engeren Spiraltracheiden des Parasiten, die im weitleumigen isodiametrischen Parenchym der Knolle lagen. Die Rhizomäste des Parasiten haben einen Kreis von offenen kollateralen Leitbündeln, die innen und außen von einer dickwandigen Leitbündelscheide begleitet sind. Wo sich ein Blütenstand bildet, bemerkt man eine schwache, bald stärker werdende einseitige Anschwellung, die schließlich von dem Druck des endogen wachsenden Parasiten in zwei oder drei Längsrissen aufgesprengt wird, so daß ihre Gewebereste als Schale an der Basis des Blütenstandes zurückbleiben. Die Blütenstandsschäfte haben zwei Leitbündelkreise an Stelle des einen der sterilen Rhizomäste. *Helosis* ist monözisch und führt männliche und weibliche Blüten in unregelmäßiger Anordnung; die Zahl der weiblichen Blüten überwiegt stark diejenige der männlichen. Die Geschlechter reifen ungleichzeitig, und zwar ist die Pflanze stark protogyn. Die Blüten sind zwischen Paraphysen verteilt, die aus zwei Zellreihen bestehen und mit papillösen Zellen abschließen, deren Wand kutikularisiert ist. Die Tragblätter der Blüten schließen als hexagonale Schuppen dicht aneinander, sie schützen so die jungen Blüten und fallen bei ihrer Reife ab.

Die männlichen Blüten sind von dreizähligem Perigon umgeben, jede besteht aus einem bis zu 4 mm sich erhebenden runden Säulchen, das sich aus drei zu einer Röhre verwachsenen Filamenten zusammensetzt und oben die Antheren trägt, welche mit den Perigonblättern alternieren und je drei Pollensäcke besitzen. Die Bildung der Pollenzellen geht in völlig normaler Weise vor sich. Die Tapetenzellen lösen sich zu gegebener Zeit zur Bildung eines Periplasmodiums auf. Die Reduktionsteilung verläuft völlig normal, die haploide Chromosomenzahl ist 18. Wahrscheinlich aber haben die Pollenfächer die Fähigkeit sich zu öffnen verloren.

Die weiblichen Blüten haben eine kragenförmige rudimentäre Blütenhülle, sie gehen aus Protuberanzen der epidermalen Schichten des Blütenstandes hervor, an deren Grunde sich halbkreisförmige Wülste entwickeln. Diese schließen als zwei Karpelle über der Protuberanz, die sich als integumentlose orthotrope Samenanlage erweist, zusammen und wachsen zu zwei langen, oben divergierenden Griffeln mit papillösen Narben aus. Am Scheitel dieser Samenanlage bilden sich nun in der subepidermalen Lage merkwürdigerweise zwei Embryosackmutterzellen aus, die dann durch steriles Gewebe voneinander getrennt werden. Verf. vermutet, daß es sich also um zwei äußerst reduzierte Samenanlagen handelt. Doch ist in der Regel nur eine der Anlagen zu weiterer Entwicklung befähigt. Die Mutterzelle der sich entwickelnden Anlage wird ohne Reduktionsteilung direkt zum Embryosack. Bis zum vierkernigen Stadium zeigt sich nichts auffallendes, dann aber treten nur die Kerne des oberen Endes in die dritte Teilung ein, die beiden am Antipodenende befindlichen Kerne gehen während der weiter folgenden Entwicklungsstadien langsam zu Grunde. Aus den oberen beiden Kernen gehen also vier hervor, deren drei sich mit Plasmahaut umgeben und nackte Zellen bilden. Dieser Eiapparat und der restierende Kern liegen zusammen im oberen plasmareichen Ende des Embryosackes, während der übrige Teil nur aus einer Membran mit dünnem Plasmabelag besteht. Nachdem die Antipodenkerne verschwunden sind, werden die oberen Zellen und Plasmaansammlung vakuolig und es tritt starke Vermehrung des Plasmagehaltes ein, so daß der frühere Raum des Embryosackes völlig ausgefüllt wird. Auch der übrige Polkern erlangt erhebliche Größe und besitzt einen auffallend großen Nukleolus; die Synergidenkerne bleiben an Größe deutlich hinter dem Eikern zurück.

Den Anstoß für weitere Entwicklung gibt der Polkern, der in Teilung eintritt und die Endosperm bildung beginnt. Die beiden Synergiden gehen zugrunde, doch bleiben Überreste noch lange sichtbar. Nachdem das Endosperm, wenigstens im oberen Ende des stark vergrößerten, überall an die Karpellwandung sich anlehnenden Embryosackes, fast fertiggestellt ist, tritt auch die Eizelle in Teilung ein. Die erste Wand wird regelmäßig schief zur Längsachse angelegt, worauf die weiteren Teilungswände ohne bestimmte Richtung folgen. Schließlich entsteht aus einer späteren Teilung ein Suspensor, der den birnförmigen Embryo in das Endosperm hineindrängt. Der Embryo entsteht also bei Helosis, wie auch bei Balanophora, aus der unbefruchteten und nicht reduzierten, demnach diploiden Eizelle parthenogenetisch, oder nach Ernsts Terminologie ovogen apogam.

Die letzte der oben genannten drei Arbeiten ist eine Vervollständigung der von A. Ernst und Ch. Bernard durchgeführten Unter-

suchungen über die Saprophyten Javas<sup>1</sup>, worin die vegetativen Organe und die Embryologie behandelt waren, jedoch die männlichen Organe vernachlässigt blieben.

Die sehr eingehenden Mitteilungen über die Entwicklung der vier verschiedenen behandelten *Burmannia*-arten: *B. Championii*, *disticha*, *candida* und *coelestis* mögen im Original verglichen werden, da sie im allgemeinen nichts besonders abweichendes ergeben und mit sehr ausführlichen Literaturvergleichen durchsetzt sind, die sich ohnedies im Referat nicht wiedergeben lassen. Das wesentlichste sei kurz angeführt: Bei *Burmannia Championii* und *disticha* tritt schon im Diakinesestadium der heterotypischen Teilung die Längsteilung der Paarlinge quasi proleptisch in den Gemini auf, während bei *B. candida* diese Verfrühung der homöotypischen Teilung nicht zu finden ist. Dabei fällt auf, daß gegenüber den haploiden Chromosomenzahlen von 32 bis 36 bei *B. Championii*, 20 bis 22 bei *B. disticha*, *B. candida* deren nur 12 besitzt, die aber erheblich größer sind, so daß die Chromatinmenge doch etwa die gleiche sein möchte. Bei diesen drei Formen ist autogame Bestäubung und Befruchtung durch die bereits in den geschlossenen Antheren auswachsenden Pollenkörner gesichert, jede Fremdbestäubung ist verhindert. Die Teilung des Antheridiumkernes in die beiden generativen erfolgt bei *B. disticha* noch im unveränderten Pollenkorn, bei den beiden anderen Arten im Pollenschlauch.

Die vierte Art, *B. coelestis*, ist parthenogenetisch. Jegliche Bestäubung wird durch Stellung der Narben und ihre Form ausgeschlossen. Trotzdem wird in den Pollenkörnern die Reduktionsteilung durchgeführt, wenn auch unter Ausfall der Synapsis und unter sonstigen anormalen Erscheinungen. Die Zahl der Chromosomen ist dieselbe wie bei *B. Championii* (32 bis 36 haploid). So ist die Mehrzahl der Pollenkörner degeneriert. In überaus seltenen Fällen wird jedoch durch normal ausgebildete Spermakerne Befruchtung erzielt. Es werden das wohl die ebenso vereinzeltten Fälle sein, wo auch bei Ausbildung des Embryosacks eine Reduktion zu vermuten war.

G. Karsten.

## Neue Literatur.

### Allgemeines.

Asher, L., Die Bedeutung der physikalischen Chemie für die Biologie mit besonderer Berücksichtigung von Nernsts Theoretischer Chemie. (Naturwissenschaften. 1922. 10, 193—198.)

Beijerinck, M. W., Verzamelde Geschriften. Delft. 1921/22. III.—V. Teil.

<sup>1</sup>) Besprechungen vgl. diese Zeitschrift. 1913. 5, 32 und 796. (Arbeiten I—12.)



- Handovsky, H.**, Leitfaden der Kolloidchemie für Biologen und Mediziner. Mit e. Anh. über d. Anwendbarkeit kolloidchem. Erfahrungen. Zur Aufklärung biolog. Probleme. Th. Steinkopff, Dresden u. Leipzig. 1922. (XVI + 206 S., 1 Bl.) 33 Abb., 27 Tab. u. 1 Taf.
- Miehe, H.**, Taschenbuch der Botanik. Teil 1. Klinkhardt, Leipzig. 1922. (Klinkhardts Kolleghefte. H. 3.) Morphologie, Anatomie, Fortpflanzung, Entwicklungsgeschichte, Physiologie. Mit 301 Abb. 3. Aufl. (VIII + 167 S.)
- Reinke, J.**, Botanische Arbeiten der Kommission in Festschr. Preuß. Komm. z. wiss. Unters. d. deutsch. Meere zu Kiel. 1921. 51—75.

## Zelle.

- Brooks, M. M.**, s. unter Physiologie.
- Hansteen-Cranner, B.**, Zur Biochemie und Physiologie der Grenzschichten lebender Pflanzenzellen. (Meldinger fra Norges Landbruks-hoiskole. Kristiania. 1922. 2, 160 S. 17 Taf.)
- Stålfelt, M. G.**, Studien über die Periodizität der Zellteilung und sich daran anschließende Erscheinungen. (Kgl. svenska vetensk. Handl. 1922. 62, No. 1. 114 S. 12 Textabb.)

## Gewebe.

- Dorner, A.**, Über das Verhalten der Zellwand zu Kongorot, insbesondere bei Farnprothallien. (Centralbl. f. Bakt. Abt. II. 1922. 56, 14—27.)
- Jackson, V. G.**, Anatomical structure of the roots of barley. (Ann. of Bot. 1922. 36, 21—40. 12 Textfig.)
- Niedenzu**, s. unter Angiospermen.

## Morphologie.

- Arber, A.**, On the leaf-tips of certain Monocotyledons. (The Journ. of the Linn. Soc. London. 1921. 45. Bot. 267—276. 14 Textfig.)
- Bugnon, P.**, La théorie de la syncotylie et le cas du Streptopus amplexifolius D. C. La notion de phyllode appliquée à l'interprétation du cotyledon des Monocotylédones. (C. R. Acad. Sc. Paris. 1921. 173, 660—663.)

## Physiologie.

- Brooks, M. M.**, The penetration of cations into living cells. (Journ. Gen. Physiol. 1922. 4, 347—350.)
- Buch, H.**, Physiologische und experimentell morphologische Studien an beblätterten Lebermoosen. I u. II. (Finska Vetensk. Soc. Förhandl. 1921. 62, A. No. 6, 1—46. Taf. 2.)
- Caullery, M.**, Parasitisme et Symbiose. G. Doin, Paris. 1921. 400 S.
- Clements, F. E.**, Aeration and Air-content, the rôle of oxygen in root activity. (Carnegie Inst. Washington Publ. 315. 1921. 183 S.)
- Combes, R.**, La recherche des pseudo-bases d'anthocyanidines dans les tissus végétaux. (C. R. Acad. Sc. Paris. 1922. 174, 58—61.)
- Czurda, V.**, Zur Frage der Nukleoluslöslichkeit bei Spirogyra. (Arch. f. Protistenk. 1922. 44, 346—374.)
- Domke, F. W.**, Über die Einwirkung der Reizstoffe auf Bodenbakterien. Diss.-Ausg. (Jahrb. philos. Fakultät Würzburg 1920/21. II. Nat.-math. Abt. 1921. 50—54.)
- Eisler, M.**, und **Porthheim, L.**, Über Fällungsreaktionen in Chlorophyll- und anderen Farbstofflösungen. (Anz. Akad. d. Wiss. Wien. 1922. 59, Nr. 2—3, 22—24.)
- Elias, H.** und **Weiß, St.**, Über die Rolle der Säure im Kohlenhydratstoffwechsel. V. Mitteilung. Säure und Alkali in ihrer Wirkung auf den Kohlenhydratstoffwechsel der Hefezelle. (Biochem. Zeitschr. 1922. 127, 1—12.)
- Guttenberg, H. v.**, Studien über den Phototropismus der Pflanzen. (Beitr. z. Allgem. Botanik. 1922. 2, 139—247. 15 Textfig.)
- Hansteen-Cranner, B.**, s. unter Zelle.

- Herfs, A.**, Die pulsierende Vakuole der Protozoen ein Schutzorgan gegen Aussüßung, Studien über Anpassungen der Organismen an das Leben im Süßwasser. (Arch. f. Protistenk. 1922. **44**, 227—260.)
- Janert, H.**, Beitrag zur Beurteilung der klimatischen Wachstumsfaktoren: Kohlensäure, Sauerstoff und Luftdruck. (Bot. Arch. 1922. **1**, 155—176.)
- Kiesel, A.**, Zur Kenntnis des Hefeeiweißes. (Zeitschr. f. physiol. Chemie. 1922. **118**, 304—306.)
- , und **Troitzki**, Beitrag zur Kenntnis der Verbreitung der Urease in den Pflanzen. (Ebenda. 247—253.)
- Klein, G.**, Studien über das Anthochlor. 2. Mitt. (Sitzgsber. Akad. d. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. Abt. I. 1921. **130**, 237—252. 1 Taf.)
- , Der histochemische Nachweis der Flavone. (Anz. Akad. d. Wiss. Wien. 1922. **59**, Nr. 2—3, 25—26.)
- , Die Verbreitung des Hesperidins bei den Galileae. (Ein neuer Fall von chemischen Rassen.) (Sitzgsber. Akad. d. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. Abt. I. 1921. **130**, H. 8 u. 9.)
- Küster, E.**, Über Vitalfärbung der Pflanzenzellen, II., III., IV. (Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. 1921. **38**, 280—292.)
- Kufferath, H.**, Recherches physiologiques sur les algues vertes cultivées en culture pure. (Bull. Soc. bot. de Belgique. 1921. **54**, 49—102.)
- Loeb, J.**, The origin of the electrical charges of colloidal particles and of living tissues. (Journ. Gen. Physiol. 1922. **4**, 351—371.)
- Naumann, E.**, Untersuchungen über das Verteilungsproblem des Limnischen Biosestons. (Kgl. svenska vetensk. Handl. 1921. **61**, Nr. 6.) 1. Die allgemeinen reizphysiolog. Verteilungsbedingungen d. helophilen Biosestons. 15 Fig. im Text. 28 S.
- Nichols, S. P.**, s. unter Algen.
- Osterhout, W. J. V.**, Direct and indirect determinations of permeability. (Journ. Gen. Physiol. 1922. **4**, 275—284. 1 Fig.)
- Ostwald, W.**, Die Farbenlehre. IV. Buch: Physiologische Farbenlehre von Dr. H. Podesta. Unesma, Leipzig. 1922.
- Paton, J. B.**, Pollen and pollen enzymes. (Amer. Journ. of Bot. 1921. **8**, 471—501.)
- Pringsheim, H.**, und **Müller, K. O.**, Zur Physiologie der Polyamylosen. I. Mitt. (Zeitschr. f. physiol. Chemie. 1922. **118**, 236—240.)
- Rayner, M. Ch.**, Nitrogen fixation in Ericaceae. (Bot. Gazette. 1922. **73**, 226—235.)
- Stålfelt, M. G.**, Till kändedom om förhållandet mellan solbladens och skuggbladens kolhydratsproduktion. (Zur Kenntnis der Kohlehydratproduktion von Sonnen- und Schattenblättern.) (Meddel. fran Stat. Skogs. Försöksanst. 1921. **18**, 221—280.)
- , s. unter Zelle.
- Wagner, M.**, Der chemische Betrieb in der Pflanze. (Biologische Arbeit. H. 16.) Th. Fisher, Freiburg i. Br. 1922. 64 S. 29 Abb.
- Weber, F.**, Die Viskosität des Protoplasmas. (Naturw. Wochenschr. 1922. N. F. **21**, 113—125.)

### Fortpflanzung und Vererbung.

- Blakeslee, A. F.**, The globe mutant in the Jimson Weed (*Datura stramonium*). (Genetics. 1921. **6**, 241—264.)
- Blaringhem, L.**, Hérité des caractères physiologiques chez les hybrides d'Orges. (C. R. Acad. Sc. Paris. 1921. **173**, 1396—1398.)
- Buchholz, J. T.**, Developmental Selection in Vascular Plants. (Bot. Gazette. 1922. **73**, 259—286.)
- Cunningham, J. T.**, Hormones and Heredity: A Discussion of the Evolution of Adaptations and the Evolution of Species. London. 1922. XX + 246 S. 3 Taf.
- Denny, F. E.**, Formulas for calculating number of fruits required for adequate sample for analysis. (Bot. Gazette. 1922. **73**, 44—57.)
- East, E. M.**, A study of partial sterility in certain hybrids. (Genetics. 1921. **6**, 311—365)

- Eyster, W. H., The linkage relations between the factors for tunicate ear and starchysugary endosperm in maize. (Genetics. 1921. 6, 209—240.)
- Frost, H. B., and Lippincott, W. A., Genetic Terminology. (Amer. Naturalist. 1921. 55, 567—571.)
- Godfery, M. J., The fertilization of *Cephalanthera* Rich. (The Journ. of the Linn. Soc. London Bot. 1921. 45, 511—516.)
- Horvat, J., Die Bedeutung des Gametophyten für die Phylogenie der Filicineen. (Eine kritische Literaturstudie.) (Glasnik d. kroat. naturw. Ges. Zagreb. 1921. 33.)
- Kniep, H., Über Geschlechtsbestimmung und Reduktionsteilung. (Untersuchungen an Basidiomyceten.) (Verhandl. d. phys.-med. Ges. zu Würzburg. 1922. N. F. 47. Nr. 1.)
- Leighty, C. E., and Boshnakian, S., Genetic behavior of the spelt form in crosses between *Triticum spelta* and *Triticum sativum*. (Journ. Agr. Research. 1921. 22, 335—364. Taf. 33.)
- Lilienfeld, F., Die Resultate einiger Bestäubungen mit verschiedenaltigem Pollen bei *Cannabis sativa*. (Biol. Zentralbl. 1921. 41, 296—303.)
- Newman, H. H., Readings in Evolution, Genetics and Eugenics. Chicago (University of Chicago Press). 1921. XVIII + 523 S.
- Sears, P. B., Variations in Cytology and Gross Morphology of *Taraxacum*. (Bot. Gazette. 1922. 73, 308—325. 1 Taf.)
- Taylor, W. R., The embryogeny of *Cyrtanthus parviflorus* Baker. (Amer. Journ. of Bot. 1921. 8, 502—506. 2 Taf.)

### Ökologie.

- Daniel, L., Obtention d'une espèce nouvelle d'action du climat marin. (Rév. gén. d. Bot. 1921. 33, 225—237, 316—327, 357—371, 420—436. 8 Textabb., 3 Taf.)
- Huber, B., Zur Biologie der Torfmoororchidee *Liparis Loeselii* Rich. (Sitzgsber. Akad. d. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. Abt. I. 1921. 130, 307—328. 1 Taf.)

### Algen.

- Brutschy, A., Die Vegetation und das Zooplankton des Hallwiler Sees. (Int. Revue f. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogeogr. 1922. 10, 91—138. 15 Textfig.) (Schluß folgt.)
- Chatton, E., Sur le polymorphisme et la maturation des Spores des Syndinides (Peridiniens). (C. R. Acad. Sc. Paris. 1922. 174, 126—128.)
- Czurda, V., s. unter Physiologie.
- Dégion, A., Contribution à la flore paludéenne des environs d'Yverdon. (Flore algologique.) (Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat. 1921. 53, 23—75. 2 Fig.)
- Fischer, R., Die Trentepohlii-Arten Mährens und West-Schlesiens. (Österr. bot. Zeitschr. 1922. 71, 1—30. 2 Textabb., 1 Tab.)
- Hustedt, F., Die Bacillariaceen-Vegetation des Linzer Seengebietes (Nieder-Österreich). (Int. Revue f. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogeogr. 1922. 10, 40—74. Taf. 3.)
- Kofoid, Ch. A., and Swezy, O., The free-living unarmored Dinoflagellata. (Mem. Univ. California. 1921. 5, 538 S., 12 Taf.)
- Kufferath, H., s. unter Physiologie.
- Lindberg, H., Diatomaceae-floran i de koartära aolagringarna i Finland. (Meddl. Soc. pro Faun. et Fl. Fennica. 1921. 47, 16.)
- Migula, W., Meeresalgen und Armleuchter-Gewächse (Anfang) in Handbücher für die praktische naturwissenschaftliche Arbeit. Bd. 15. (Mikrokosmos. 1922. 15, Beibl. 1—16.)
- Naumann, E., s. unter Pflanzengeographie.
- Nichols, S. P., Methods of healing in some algal cells. (Amer. Journ. of Bot. 1922. 9, 18—27. 1 Taf.)
- Schröder, B., Phytoplankton aus Seen von Mazedonien. (Sitzgsber. Akad. d. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. Abt. I. 1921. 130, 137—176.)
- , Zellpflanzen Ostafrikas, gesammelt auf der Akademischen Studienfahrt 1910, Schluß. (Hedwigia. 1921. 63, 161—173.)



- Skottsberg, C.**, Marine Algae. Botanische Ergebnisse d. schwed. Expedition nach Patagonien u. d. Feuerlande 1907—1909. I. Phaeophyceae. (Kgl. svenska vetensk. Handl. 1921. **61**, No. 11. 20 Textfig. 56 S.)
- Weber van Bosse, A.**, Liste des Alges du Siboga. II. Rhodophyceae. I. Protofloridae, Nematinales, Cryptonemiales. Leiden. 1921. (Siboga-Expedition, Monographie 59b. 187—310. Taf. 6—8, 57 Textfig.)

## Bakterien.

- Heller, H. H.**, Classification of the anaerobic bacteria. (Bot. Gazette. 1922. **73**, 70—79.)
- Janke, A.**, s. unter Pilze.
- Levine, M.**, s. unter Teratologie und Pflanzenkrankheiten.
- Trautwein, K.**, Beitrag zur Physiologie und Morphologie der Thionsäurebakterien (Omelianski). Diss.-Ausz. (Jahrb. philos. Fak. Würzburg. 1920/21. II. Nat.-math. Abt. 1921. 55—58.)

## Pilze.

- Beauverie, J.**, Les périthèces du »blanc du chêne«: Microsphaera et Phyllactinia. (Ann. Soc. bot. Lyon. 1920 [1921]. **41**, 2. part., 30—35.)
- Boas, F.**, Untersuchungen über Säurewirkung u. Bildung löslicher Stärke bei Schimmelpilzen. II. Teil. (Centralbl. f. Bakt. Abt. II. 1922. **56**, 7—14.)
- Bourdot, H.**, et **Galzin, A.**, Hymenomycètes de France (VII. Stereum). (Bull. Soc. myc. France. 1921. **37**, 103—111, 117—130.)
- Claußen, P.**, Über Sporodinia grandis und andere auf Hutpilzen schmarotzende Mucorineae. (Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenbg. 1922. **63**, 103—104.)
- Fischer, Ed.**, Mykologische Beiträge 21—26. (Mitt. Naturforsch. Ges. Bern aus dem Jahre 1921. Heft 7. 1922.) 21. Die Spezialisierung bei den parasitischen Pilzen und die toxischen Idiopathien beim Menschen. 10 S. 22. Zur Frage der Überwinterung und Spezialisierung von Puccinia Malvacearum. 2 S. 23. Zur Kenntnis von Mutinus xylogenus (Mont.). 5 S. 24. Weitere Beobachtungen an Staheliomyces cinctus. 4 S. 25. Jugendstadien des Fruchtkörpers von Leucogaster. 6 S. 26. Nachtrag zu Oxygena arietina. 1 S.
- Guilliermond, A.**, et **Péju**, Une nouvelle espèce de levure du genre Debaryomyces. (Bull. Soc. Myc. France. 1921. **37**, 35—39.)
- Janke, A.**, Die Bekämpfung d. Kahl-Organismen u. ihre Bedeutung f. d. Konservenindustrie. (Centralbl. f. Bakt. Abt. II. 1922. **56**, 1—7.)
- Juel, H. O.**, Cytologische Pilzstudien. II. Zur Kenntnis einiger Hemiasceen. (Nova Acta R. Soc. Sc. Upsal. Ser. IV. **5**, Nr. 5, 43 S. 2 Taf.)
- Kniep, H.**, s. unter Fortpflanzung und Vererbung.
- Lindau, G.**, Kryptogamenflora für Anfänger. **2**, I. Die mikroskopischen Pilze. (Myxomyceten, Phycomyceten u. Ascomyceten.) II. Aufl. Springer, Berlin. 1922.
- Scheible, Em.**, Quantitative Untersuchung über einige holzerstörende Pilze mit besonderer Berücksichtigung des Substanzverlustes und der Brennwertminderung durch ihre Einwirkung. Diss.-Ausz. (Jahrb. philos. Fak. Würzburg. 1920/21. II. Nat.-math. Abt. 1921. 61—66.)
- Schikora, F.**, Über die Krebspest und ihren Erreger Aphanomyces Magnusi Schikora. (Verh. Bot. Ver. Prov. Brandbg. 1922. **63**, 87—88.)

## Flechten.

- Hillmann, J.**, Übersicht über die Arten der Flechtengattung Xanthoria (Th. Fr.) Arn. (Hedwigia. 1922. **63**, 198—208.)
- Kneucker, A.**, Einige lichenologische, bryologische und andere Beobachtungen. (Mitt. bad. Landesverein f. Naturk. u. Naturschutz in Freiburg i. Br. 1921. N. F. **1**, 191—195.)
- Moreau, F.**, Les différentes formes de la symbiose lichénique chez le Solorina saccata Ach. et le Solorina crocea Ach. (Rev. gén. d. Bot. 1921. **33**, 81—87. 1 Taf.)
- Warén, H.**, Beobachtungen bei Kultur von Flechtenhyphen. (Finska Vetensk. Soc. Förhandl. 1921. **62**, A, No. 10, 1—9. Taf. I.)

## Moose.

- Douin, R., Recherches sur les Marchantiées. (Rev. gén. d. Bot. 1921. 33, 99—145, 190—213. 16 Taf., 45 Textabb.)  
 —, Ch., Sur le gamétophyte des Marchantiées. (C. R. Acad. Sc. Paris. 1922. 174, 121—123.)  
 Kneucker, A., s. unter Flechten.

## Farnpflanzen.

- Horvat, I., s. unter Fortpflanzung und Vererbung.  
 Osborn, T. G. B., Some observations on Isoetes Drummondii A. Br. (Ann. of Bot. 1922. 36, 41—54. 15 Textfig.)  
 Takamine, N., Some observations in the life history of Isoëtes. (Bot. Mag. Tokyo. 1921. 35, 184—190.)  
 Weber, U., Zur Anatomie und Systematik der Gattung Isoëtes L. (Anfang.) (Hedwigia. 1922. 63, 219—240.)

## Angiospermen.

- Alexnat, W., Sero-diagnostische Untersuchungen über die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Sympetalen. (Bot. Archiv. 1922. 1, 129—154.)  
 Beck, G., Plantae europaeae bacteris non indicatae I. Fedde, Repert. 1921. 17, 449—451.)  
 Boeshore, I., The morphological continuity of Scrophulariaceae and Orobanchaceae. (Contrib. from the Botanical Laboratory of the University of Pennsylvania. 1920. 5, 139—177. Tab. XII—XVI.)  
 Mattfeld, J., Beitrag zur Kenntnis der systematischen Gliederung und geographischen Verbreitung der Gattung Minuartia. (Botan. Jahrb. f. Systematik usw. 1922. 57, 3. Heft, Beibl. Nr. 127, 13—63.)

## Pflanzengeographie. Floristik.

- Becherer, A., Beiträge zur Flora des Rheintals zwischen Basel und Schaffhausen. (Verh. Naturf. Ges. Basel. 1921. 32, 172—200.)  
 Bornmüller, J., Über einen bemerkenswerten Fund aus der Adventivflora von Aken a. d. Elbe Scleranthus dichotoma Schur var. serpentine (Beck) Bornm. (Verh. Bot. Ver. Prov. Brandbg. 1922. 63, 4—7.)  
 Degen, A., Die Entdeckung der Notholaena Marantae (L.) R. Br. im Balatonsee-Gebiete. (Bot. Közlem. 1920./21. 19, 105—109, 1 Textfig.) Ungarisch mit deutsch. Résumé.  
 Frey, E., Die Vegetationsverhältnisse der Grimselgegend im Gebiet der zukünftigen Stauseen. Ein Beitrag zur Kenntnis der Besiedlungsweise von kalkarmen Silikatfels- und Silikatschuttböden. Bern. 1922. (Mitt. d. Naturf. Ges. Bern. 1921. H. 6.)  
 Holm, Th., Contributions to the morphology, synonymy and geographical distribution of arctic plants. (Rep. of the Canadian Arctic Exped. 1913/18. Botany, Part. B. 1922. 1—140, 18 Textfig., 6 Photogr.)  
 Laurent, J., La végétation de la Champagne crayeuse. Étude du géographie botanique. Paris. 1921. 355 S. 24 Taf., 13 Karten.)  
 Livingston, B. E. and Shreve, F., The distribution of vegetation in the United States, as related to climatic conditions. Washington (Carnegie Institution, publ. Nr. 284). 1921. 590 S., 73 pl.)  
 Naumann, E., Einige Grundlinien der regionalen Limnologie. Lund. Leipzig. 1921. (Lunds Univ. Årsskrift. N. F. Afd. 2. 17, Nr. 8. Kungl. Fysiogr. Sällskapets Handlingar. N. F. 32, Nr. 8.)  
 Perrier de la Bathie, H., La végétation malgache. (Ann. Mus. Colon. Marseille. 1921. 3. sér. 9, 1—268. Zahlreiche Fig. im Text, 4 Kart.)  
 Poisson, H., La flore septentrionale de Madagascar et la flore Malgache. (Rev. gén. d. Bot. 1921. 33, 577—588, 694—707, 758—770. 8 Textabb., 3 Taf., 1 Karte.)  
 Pole Evans, I. B., The flowering plants of South Africa. Bd. I mit 40 farb. Tafeln. L. Reeve & Co., London, Johannesburg u. Kapstadt. (The Speciality Press of South Africa. 1921.)

- Range, P.**, Über die Isthmuswüste an der Sinai-Halbinsel. (Verh. Bot. Ver. Prov. Brandbg. 1922. 63, 77—80.)
- Regel, K.**, Die Pflanzendecke der Halbinsel Kola Lapponia Varsugae. I. Das Flußgebiet der Warsuga und der obere Ponoi. Diss.-Ausz. (Jahrb. philos. Fakultät Würzburg. 1920/21. II. Nat.-math. Abt. 1921. 67—71.)
- , Die Lebensformen der Holzpflanzen an der polaren Wald- und Baumgrenze. (Sitzgsber. d. Naturf. Ges. Univ. Dorpat. 1921. 28.)
- , Statistische und physiognomische Studien an Wiesen. Ein Beitrag zur Methodik der Wiesenuntersuchung. Dorpat. 1921.)
- Rüster, M.**, Die subalpinen Moore des Riesengebirgskammes. (Der Kulturtechniker. 1922. 31 S.)
- Schalow, E.**, Die Verbreitung der schlesischen Stromalpflanz. (Verh. Bot. Ver. Prov. Brandbg. 1922. 63, 20—30.)

### Palaeophytologie.

- Carpentier, A.**, Revue des travaux de paléontologie végétale publiés dans les cours des années 1910/19. — I. Partie: Paléozoïque. (Rev. gén. d. Bot. 1921. 33, 437—448, 471—477, 558—576, 653—672, 771—791.)
- Deecke, W.**, Phytopaläontologie und Geologie. Borntraeger, Berlin. 1922. 97 S.
- Jongmans, E. W.**, Fossilium Catalogus. 2: Plantae. P. 9. Equisetales 6: Equisetites. Schluß d. Equisetales. 513—742. W. Junk, Berlin. 1922.
- Kräusel, R.**, Paläobotanische Notizen V und VI. (V. Über einige fossile Koniferenholzer; VI. Der Bau des Wundholzes bei fossilen und rezenten Sequoien.) (Senckenbergiana. 1921. 3, 129—142. 1 Taf.)
- , Beiträge zur Kenntnis der Kreideflora. I. Über einige Kreidepflanzen von Sivalen (Niederlande). (Mededeel. v. Rijks Geol. Dienst Ser. A. Nr. 2. 1922. 40 S. 5 Taf., 9 Textfig.)
- , Fossile Hölzer aus dem Tertiär von Sumatra. Ein Beitrag zur Kenntnis der fossilen Flora Niederländisch-Indiens. (Nr. 4 der Beiträge zur Geologie und Paläontologie von Sumatra; herausgeg. v. Aug. Tobler, Basel). (Verhand. Geol.-Mijnbouwkund. Genootsch. voor Nederl. en Kolon. Geolog. Ser. 1922. 5, 231—287. 7 Taf., 29 Textfig., 1 Karte.)

### Teratologie und Pflanzenkrankheiten.

- Levine, M.**, Studies on plant cancers III. The nature of the soil as a determining factor in the health of the beet, *Beta vulgaris*, and its relation to the size and weight of the crown gall produced by inoculation with *Bacterium tumefaciens*. (Amer. Journ. of Bot. 1921. 8, 507—525. 9 Fig.)
- Penzig, O.**, Pflanzen-Teratologie. Zweite, stark verm. Aufl. Bd. 3. Lief. 1 u. 2. 1—320. Borntraeger, Berlin. 1922.
- Riehm, E.**, Die Krankheiten der landwirtschaftlichen Kulturpflanzen und ihre Bekämpfung. Leitf. f. prakt. u. studierende Landwirte. Zweite, neubearb. Aufl. (Thaer Bibliothek, Nr. 65.) Parey, Berlin. 1922. 194 S. 101 Textabb.

### Technik.

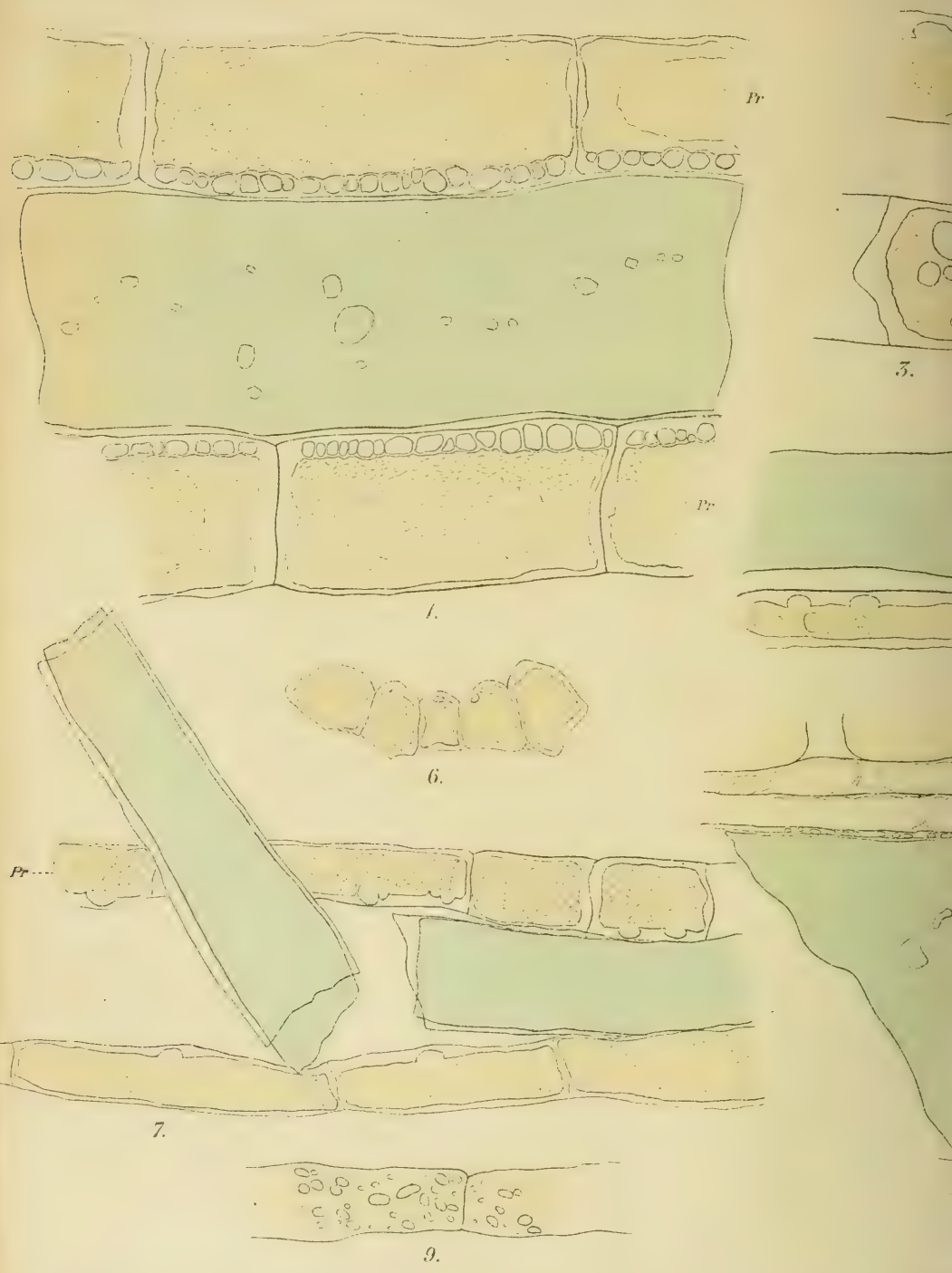
- Bruns, F.**, Die Zeichenkunst im Dienste der beschreibenden Naturwissenschaften. Fischer, Jena. 1922.
- Koningsberger, V. J.**, A method of recording growth under various external influences. (Koninkl. Ak. van Wet. Amsterdam: Proceedings. 1921. 24, Nr. 6. u. 7.)

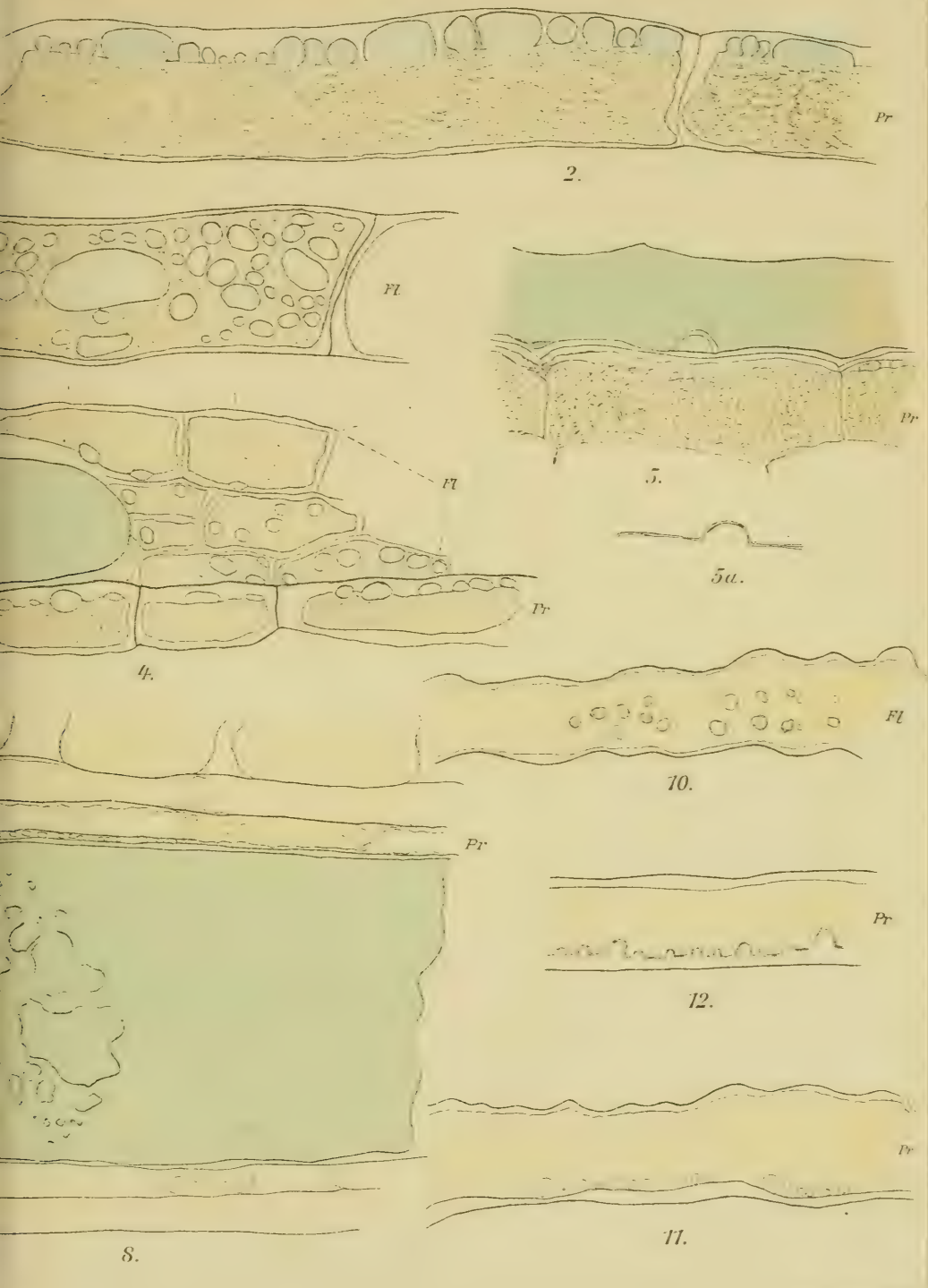
### Personalmeldungen.

Anfang April verstarb in Graz Prof. Dr. Ed. Palla. — Prof. Dr. Richard Harder in Würzburg folgte einem Rufe als planmäßiger a. o. Professor nach Tübingen.



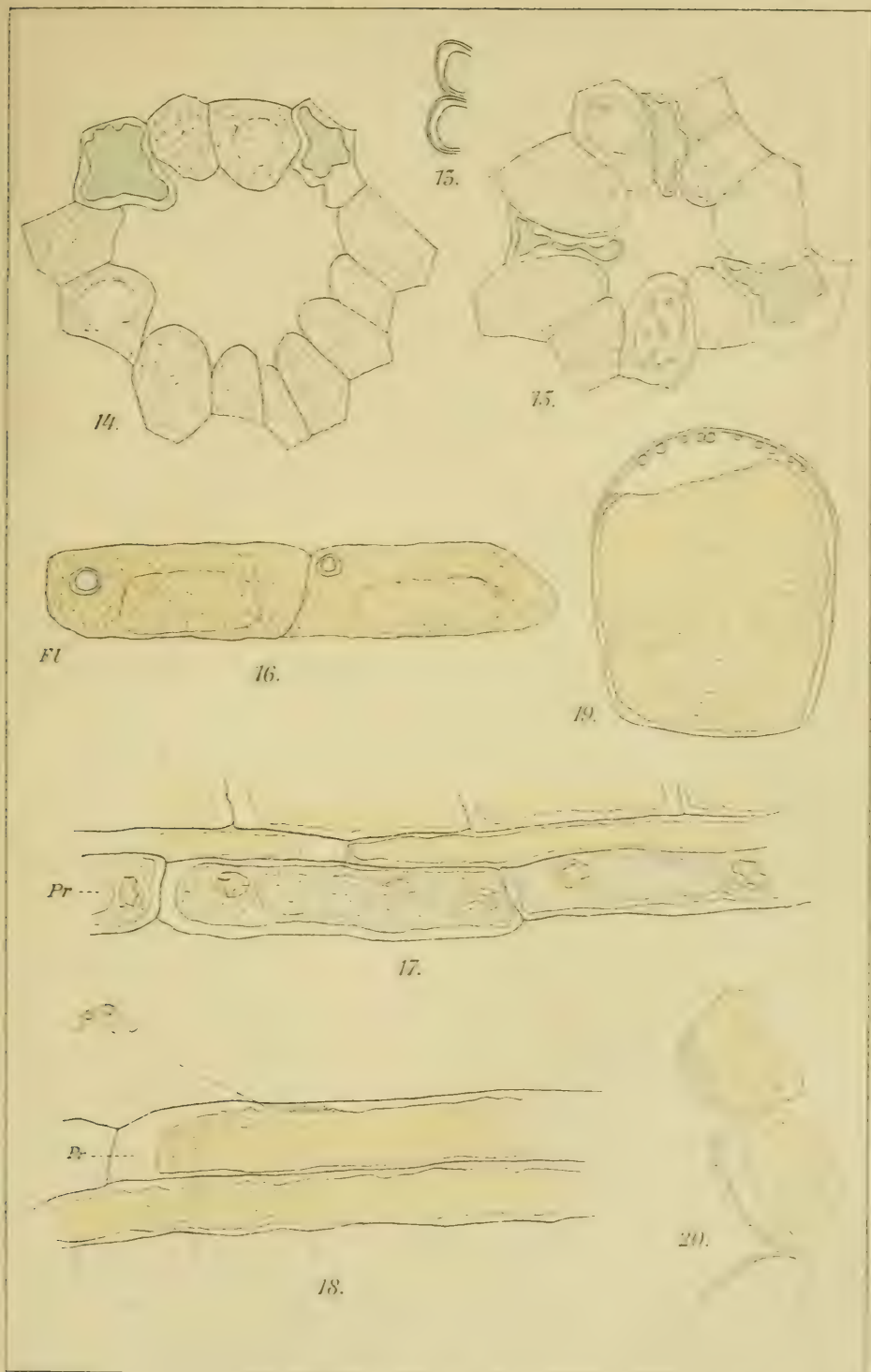
















# Naturwissenschaftliche Wochenschrift

Begründet von Prof. Dr. **H. Potonié**

Herausgegeben von Prof. Dr. **H. Mische** in Berlin

1922 erscheint Band 37 (neue Folge Bd. 21)

Preis: vierteljährlich (= 13 Nummern) Mk 40.—, für das Ausland Valutazuschlag

Verlag von Gustav Fischer in Jena

In wissenschaftlicher und doch für jeden Gebildeten verständlicher Weise sucht die „Naturwissenschaftliche Wochenschrift“ der Allgemeinheit das zugänglich zu machen, was die Gegenwart auf naturwissenschaftlichen Gebieten bringt. Sie will Mittlerin sein für alle diejenigen, die sich nach den Studienjahren mit ihren reichen Bildungsmöglichkeiten und starken und vielfältigen Anregungen sich in einen Kreis versetzt sehen, der ihnen auf naturwissenschaftlichem Gebiete im allgemeinen nur ungenügende Anregungen zu bieten vermag. Die Naturwissenschaftliche Wochenschrift gewährt eine

**Uebersicht über die wichtigsten naturwissenschaftlichen Erscheinungen** unserer Zeit und hält den großen Kreis der naturwissenschaftlich Gebildeten und Interessierten, die an den Fortschritten und neuen Ideen teilnehmen und sich geistige Selbständigkeit und Frische bewahren wollen, mit den Naturwissenschaften in steter und enger Berührung.

Sie erreicht ihr Ziel durch Veröffentlichung von Aufsätzen über eigene Forschungen, sofern sie für weitere Kreise ein Interesse haben, ferner durch Zusammenfassungen über bestimmte Forschungsgebiete, sowie durch kleinere Mitteilungen über die neuesten Fortschritte in den verschiedenen Disziplinen der Wissenschaft. Ueberall ist das Wesentliche möglichst klar und einfach herausgearbeitet, damit es dem naturwissenschaftlich Laien, d. h. dem Nichtspezialisten, verständlich wird. In diesem Sinne ist die Wochenschrift populär. Das Verständnis wird durch Beigabe von Abbildungen zu erleichtern versucht.

Die „naturwissenschaftliche Wochenschrift“ bietet im einzelnen also

## Original-Artikel

von hervorragenden Forschern und tüchtigen Gelehrten (zum Teil mit Abbildungen).

In jeder Nummer erscheinen **Berichte**

über wichtige neuere und allgemein interessante Publikationen, Forschungsergebnisse und Entdeckungen in den verschiedenen Gebieten der Naturwissenschaften, also in der Astronomie, Physik, Chemie, Botanik, Zoologie, Anthropologie, Geologie, Paläontologie, Geographie, Physiologie usw. Auch von diesen Berichten sind manche mit Abbildungen versehen.

Besonderes Gewicht wird auf sorgfältige und kritisierende

## Bücherbesprechungen

gelegt. Von sachkundigen Rezensenten wird die große Mehrzahl der für einen weiteren Leserkreis in Betracht kommenden Bücher und auch ein guter Teil Publikationen von mehr speziellem wissenschaftlichen Interesse besprochen.

Ferner wird dem Leser in einer Abteilung „Anregungen und Antworten“ Gelegenheit gegeben,

## Auskunft über wissenschaftliche Fragen

zu erhalten oder selber Anregungen und Beobachtungen mitzuteilen.

Um eine Vorstellung von dem Inhalt zu geben, sei hier ein Auszug aus den Veröffentlichungen der letzten Jahre angefügt.

Auswahl von **Original-Artikeln** aus Jahrgang 1921 und 1922:

**Uebersicht der organischen Sedimente nach biologischen Gesichtspunkten.**

Von Dr. H. Gams. München. [21:40]

**Täuschende Aehnlichkeit mit Wespen u. Bienen (Sphekoide).** Von Franz Heikertinger, Wien. [21:41]

**Neuere Erfolge von Maxwells Theorie der Elektrizität.** Von Dr. Karl Kuhn, Lohr a. Main. Mit 6 Abbild. [21:41]

**Die Haut der Schnecken in ihrer Abhängigkeit von der Lebensweise.**

Von Dr. A. Herfs, Düren. Mit 5 Abbild. [21:42]

**Eine neue Untersuchung über die fremddienliche Zweckmäßigkeit.**

Von Herm. Kranichfeld, Oberlößnitz b. Dresden. [21:43]

# Naturwissenschaftliche Wochenschrift

**Homöopathie und moderne Biologie.**

Von Dr. med. R. Tischner, München.  
[21:44]

**Ueber den Segelflug der Vögel und das Fliegen der Fische.** Von Gustav Lilienthal, Lichterfelde. Mit 6 Abbild. [21:45]

**Die Reizwirkung der Röntgen- und Radiumstrahlen.** Von Dr. med. et phil. Alois Czepa, Wien. [21:46]

**Elektronmikroskopie.** Von Rud. Keller, Prag. Mit 3 Abbild. [21:47]

**Was ist die Zeit?** Von A. Radovanovitsch, Zürich. [21:47]

**Neue Ansichten vom Entstehen des Erdbildes.** Von Prof. Dr. Edw. Hennig, Tübingen. Mit 5 Abbild. [21:49]

**Täuschende Ähnlichkeit mit Ameisen (Myrmekoidie).** Von Franz Heikertinger, Wien. [21:50]

**Ueber die Funktion des Schwanzes der Wirbeltiere.** Von Dr. Rob. Mertens, Frankfurt a. M. [21:51]

**Vom Leben zum Tode.** Eine naturwissensch. Betrachtung. Von Dr. Emil Lenk, Darmstadt. [21:51]

**Zur Metamorphose der Pflanzen.** Von Prof. Dr. M. Möbius, Frankfurt a. M. [21:52]

**Die Folgerungen der allgem. Relativitätstheorie und die Newtonsche Physik.** Von Prof. Dr. St. Mohorovičić, Agram. [21:52]

**Besitzt ein Vogel Einsicht in kausale Zusammenhänge?** Von Prof. Dr. J. Reinke, Kiel. Mit 1 Abbildung. [21:52]

**Das Problem der geschlechtlichen Zuchtwahl im Lichte neuerer Beobachtungen.** Von Dr. H. J. Feuerborn, Kiel. Mit 1 Abbildung. [22:1]

**Idiosynkrasie und Anaphylaxie.** Von Dr. W. A. Collier, Frankfurt a. M. [22:2]

**Ueber Fragen der Aberration und Lichtausbreitung.** Von Dr. K. Vogtherr, München. [22:2]

**Zur Kenntnis des Dickenwachstums der Opuntien.** Von Karl Reiche. Mit 7 Abbildungen. [22:3]

**Kritische Betrachtungen über die Grundlagen der Relativitätstheorie Einsteins.** Von Prof. Dr. Friedr. Dahl. [22:3] (s. auch: de Rudder. 22:14)

**Geologie und Wüschelrute.** Von Prof. Dr. Edwin Hennig, Tübingen. [22:4]

**Zur Grundlegung der Ganzheitsforderung der Biologie.** Von H. Latzin, Atzgersdorf b. Wien. Mit 1 Abbild. [22:4]

**Segelflug und fliegende Fische.** Von Dr. med. W. Fröhlich. [22:5]

**Die logische Stellung der Biologie im System der Wissenschaften.** Von Dr. Adolf Meyer, Hamburg. [22:5]

**Zur Kontraktionstheorie.** Eine Rechtfertigung. Von Prof. Dr. Fr. Nölke, Bremen. [22:6]

**Der Darmkanal des Maikäfers.** Von Christ. Schweizer, Stuttgart. Mit 4 Abbildungen. [22:6]

**Danzig als Heimat des Bernsteins.** Von Prof. Dr. Paul Gahms, Zoppot. [22:7]

**Reste eines alten Höhlenflusses.** Von Dr. H. K. Becker, Frankfurt a. M. [22:8]

**Die Viskosität des Protoplasmas.** Von Dr. Friedl Weber, Graz. [22:9]

**Stoff und Eigenschaft.** Von Ernst Fischer, Leipzig. [22:10]

**Die elementare Theorie der Gravitation.** Von Prof. Dr. St. Mohorovičić, Agram. Mit 2 Abbild. [22:11]

**Das Problem der Wüschelrute.** Von Ferd. Scheminsky, Wien. Mit 2 Abbild. [22:12]

**Ueber das Vorkommen von Trypanosomen bei unseren heimischen Wirbeltieren und ihre Kultur auf künstl. Nährböden.** Von cand. zool. Otto Nieschulz, Utrecht. Mit 4 Abbild. [22:12]

**Zur Klärung des Aetherproblems.** Von Reg.-Rat Dr. H. Fricke, Berlin. Mit 1 Abbild. [22:13]

**Pflanzenverbreitung und vorgeschichtliche Bestiedlung.** Von Lehrer Emil Schalow, Breslau. [22:13]

**Das Donautal in Oesterreich.** Von Prof. Dr. Oskar Kende, Wien. [22:14]

**Axiom und Erfahrung.** Von Dr. B. de Rudder, München. (Krit. Betrachtg. über d. Aufsatz von Dahl in 22:3) [22:14]

**Beiträge zur Relativität der Individuen. I: Versuche mit Seesternen.** Von Dr. W. Gaetsch, München. Mit 3 Abbild. [22:15]

**Beiträge zur Höhlenkunde.** Von Dr. Hans Karl Becker, Frankfurt a. M. [22:15]

**Probleme der Artveränderung.** Von Dr. phil. et med. Hans Krieg, Tübingen. [22:16]

**Das Biddersche Organ.** Von Gustav Zeuner. Mit 7 Abbild. [22:17]

**Vom diluvialen Menschen und seiner Jagd.** Von Prof. Dr. Krenkel, Leipzig. [22:18]

Probe-Nummern versendet der Verlag und jede Buchhandlung kostenfrei.

Bestellungen auf die „Naturwissenschaftliche Wochenschrift“ nehmen an: jede Buchhandlung, jedes Postamt oder der Verlag **Gustav Fischer in Jena.**

# ZEITSCHRIFT FÜR BOTANIK

HERAUSGEGEBEN

VON

HANS KNIEP UND FRIEDRICH OLTMANNS

14. JAHRGANG

HEFT 7

MIT 4 KURVEN IM TEXT



JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER  
1922

---

Monatlich erscheint ein Heft

---

Alle für die Zeitschrift bestimmten Sendungen (Manuskripte, Bücher usw.)  
bitten wir zu richten an

Herrn Geh. Hofrat Prof. Dr. **Oltmanns**, **Freiburg i. Br.**, Jacobistr. 23



# Inhalt des siebenten Heftes.

I. Originalarbeit.	Seite
Otto Renner, Die Wachstumsreaktionen bei Licht- und Schwerkraft- reizung. Mit 4 Kurven im Text . . . . .	449
II. Besprechungen.	
Åkerman, Å., Speltlike Bud-Sports in common Wheat . . . . .	477
Beer, R., Notes on the cytology and genetics of the genus <i>Fuchsia</i> . . . .	474
Blakeslee, A. F., A dwarf mutation in <i>Portulaca</i> , showing vegetative reversions	477
Blumer, S., Beiträge zur Spezialisierung der <i>Erysiphe horridula</i> Lév. auf Boraginaceen . . . . .	485
Boas, F., und Merckenschlager, F., Versuche über die Anwendung kolloid- chemischer Methoden in der Pflanzenpathologie . . . . .	486
Cobb, F., and Bartlett, H. H., On Mendelian inheritance in crosses between mass-mutating and non mass-mutating strains on <i>Oenothera pratensis</i>	480
—, A case of mendelian inheritance complicated by heterogametism and mutation in <i>Oenothera pratensis</i> . . . . .	480
Cockayne, L., The Vegetation of New Zealand . . . . .	463
Gothan, W., Potoniés Lehrbuch der Paläobotanik . . . . .	465
Haase-Besell, G., Digitalisstudien II . . . . .	476
Kappert, H., Untersuchungen über den Merkmalskomplex glatte-runzige Samenoberfläche bei der Erbse . . . . .	478
Kühn, A., Morphologie der Tiere in Bildern . . . . .	464
La Rue, C. D., and Bartlett, H. H., Matroclinic inheritance in mutation crosses of <i>Oenothera Reynoldsii</i> . . . . .	480
Morgan, Th. H., Die stoffliche Grundlage der Vererbung . . . . .	467
Morstatt, H., Bibliographie der Pflanzenschutzliteratur. Die Jahre 1914—1919	484
—, Bibliographie der Pflanzenschutzliteratur. Das Jahr 1920 . . . . .	484
Oehlke, F., Vererbungsversuche an <i>Oenotheren</i> I . . . . .	483
Pinkhof, Een nieuwe methode voor het registreren van de veranderingen in den openingstoestand der huidmondjes . . . . .	487
Renner, Otto und Kupper, Walter, Artkreuzungen in der Gattung <i>Epilobium</i>	470
Stark, P., Weitere Untersuchungen über das Resultatengesetz beim Hapto- tropismus (mit besonderer Berücksichtigung physiologisch nicht radiärer Organe) . . . . .	488
Will, H., Die Grenztemperaturen für die Vermehrungs- und Lebensfähigkeit der Saccharomyceten und die bei diesen auftretenden Zellformen und Zellgrößen als diagnostisches Merkmal . . . . .	484
Zollikofer, Clara, Über den Einfluss des Schwerereizes auf das Wachstum der Koleoptile von <i>Avena sativa</i> . . . . .	490
III. Neue Literatur . . . . .	492
IV. Personalnachricht . . . . .	496

---

Verlag von Gustav Fischer in Jena

---

Soeben erschien:

**Die forstlichen Lepidopteren.** Systematische und biologische Uebersicht  
sämtlicher schädlichen und harmlosen Arten des deutschen Sprach-  
gebietes unter Mitberücksichtigung wichtiger außerdeutscher paläarktischer  
Arten. Zum Gebrauch für Zoologen, Forstwirte und Studierende der Forst-  
wissenschaft, sowie für Freunde der Entomologie. Von Dr. **Max Wolff**,  
o. Prof. d. Zool. an d. forstl. Hochschule in Eberswalde, u. Dr. **Anton Krause**,  
Assistent a. d. Hauptstation d. forstl. Versuchswesens f. Preußen, Eberswalde.  
VIII, 387 S. gr. 8<sup>o</sup> 1922 Mk 100.—, geb. Mk 125.—

Inhalt: Einführung I. — Allgemeines über Lepidopteren. System. Mor-  
phologie, Entwicklungsgeschichte, Physiologie. Verzeichnis der Lepidopteren und Para-  
sitenauren. Literatur. Die biologische Formel. — II. Die forstlichen Lepidop-  
teren. 1. Systematisch-biologische Uebersicht über sämtliche forstliche Lepidopteren.  
2. Biologie der wichtigsten forstlichen Lepidopteren mit Angabe ihrer Feinde. Anhang,  
enthaltend die bisher in der forstentomologischen Literatur nicht berücksichtigten Lepi-  
dopterenarten der paläarktischen Fauna, die auf Forstgehölzen und auf wichtigeren Wald-  
kräutern usw. leben. 3. Lepidopterologisch-botanische Tabellen. — III. Botanischer  
Anhang. 1. Systematisches Verzeichnis der wichtigsten Forstgehölze, sowie einiger  
Waldkräuter. 2. Verzeichnis der botanischen Autoren. 3. Botanische Literatur über  
Forstgewächse. — Zoologischer Literatur-Anhang. Register.



# Die Wachstumsreaktionen bei Licht- und Schwerkraftreizung.

Von

Otto Renner.

Mit 4 Kurven im Text.

## I. Phototropismus.

Blaauws Theorie des Phototropismus hat bis jetzt fast mehr Widerspruch als Zustimmung gefunden. Von Seiten der wenigen Anhänger, die die Hypothese der Perzeption der Lichtrichtung noch hat, ist der Widerstand besonders verständlich; für sie gerät das ganze phototropisch gereizte Organ in einen einheitlichen Reizzustand »tropistischer« Art, wie bei geotropischer Reizung. Und auch die Verfechter der Perzeption von Helligkeitsdifferenzen halten teilweise noch immer wenigstens die Reaktion für einen durchaus einheitlichen Vorgang, selbst wenn sie Verschiedenheit der Reizzustände auf verschiedenen Flanken des tropistisch gereizten Organs zugeben: die Verschiedenheit wird »empfunden«, die Reizzustände auf verschiedenen Seiten werden »verglichen«, und die Folge ist die harmonisch gelenkte Krümmung des ganzen Organs. Nach Blaauw entspricht jedem Reizzustand eine selbständige Reaktion; die Resultante dieser Reaktionen, die in nichts anderem als verschiedenem Verlängerungsbestreben bestehen, ist die phototropische Krümmung. Eine wesentliche Vereinfachung unserer Vorstellungen von den tropistischen Wachstumskrümmungen wäre damit zweifellos gewonnen. Mit Lundegårdh (1919, S. 229) die symmetrische Lichtwachstumsreaktion bei allseitiger Belichtung als Resultante zahlreicher tropistischer Reaktionen anzusehen, wäre das Gegenteil einer Vereinfachung. Unser Ziel muß wohl sein, die einfachste Vorstellung zu finden, von der aus die Gesamtheit der

Erscheinungen sich ohne Zwang verstehen läßt. Und so steht Blaauws Hypothese heute im Mittelpunkt aller Versuche und Erörterungen auf dem fraglichen Gebiet.

Die Erscheinung der Reizleitung hat Blaauw bis jetzt nur eben gestreift (1918, S. 186). Im Keimling der Paniceen wird nach seiner Meinung bei einseitiger Beleuchtung wohl in der Koleoptile, aber nicht im Mesokotyl die Unterschiedsschwelle erreicht, der Zustand der Koleoptile wird deshalb ungleichseitig, der des Mesokotyls ringsum gleichmäßig verändert; wir können auch sagen, die Koleoptile wird physiologisch vorübergehend dorsiventral, das Mesokotyl bleibt radiär; die ungleichseitige Veränderung der selber kaum wachstumsfähigen Koleoptile pflanzt sich aber in der Längsrichtung nach unten fort und erzeugt auch im Mesokotyl Dorsiventralität. Blaauw denkt daran, daß eine Helligkeitsdifferenz, die den Schwellenwert erreicht, von der Koleoptile her im Mesokotyl erzeugt werden könnte. Es müßte sich um von oben nach unten reflektiertes Licht handeln, das bis zu seiner Ankunft in der reagierenden Zone des Mesokotyls vielleicht schon über den Querschnitt zerstreut wäre, und das selbst ohne solche Zerstreuung in der selber einseitig beleuchteten Krümmungszone schwerlich eine wesentliche Steigerung der Helligkeitsdifferenz herbeiführen könnte; man müßte, wenn die Annahme richtig ist, bei verdunkeltem Mesokotyl durch geringere Lichtintensitäten Krümmung erreichen, als wenn der ganze Keimling einseitig beleuchtet wird. Wahrscheinlicher ist die zweite Möglichkeit, die Blaauw ins Auge faßt: eine »photochemische Ungleichheit«, die in der Koleoptile entsteht, pflanzt sich auf das Mesokotyl fort. Erhalten bleibt auch bei Reizleitung dieser Art das selbständige Reagieren der in verschiedenen Reizzustand versetzten Flanken des Organs. Die Lichtreizbarkeit des Mesokotyls, die in einer Wachstums- hemmung bei Beleuchtung zum Ausdruck kommt (Fitting 1907, S. 109), ist dann in ihrem Wesen nicht, wie man mit Fitting immer angenommen hat, von der »tropistischen« Reizbarkeit der Koleoptile verschieden. Das Mesokotyl wird durch direkte Belichtung, allseitige wie einseitige, im Wachstum allseits gleichmäßig gehemmt; zu dieser direkten Reaktion addiert sich die durch Reizleitung von der belichteten Koleoptile her verursachte

Hemmung, und diese Hemmung fällt allseitig aus bei allseitiger, einseitig bei einseitiger Beleuchtung der Koleoptile.

Bei einer Prüfung der Blaauwschen Hypothese an der Koleoptile der *Avena sativa* ist Sierp (1921) dazu gekommen, sich für Blaauw zu erklären, Lundegårdh (1921) ist durch das Studium desselben Objekts zu entschiedener Ablehnung geführt worden. Auch Guttenberg (1922) äußert schwere Bedenken, ohne allerdings selber Wachstumsmessungen ausgeführt zu haben. Weil ich mich den Bedenken der beiden genannten Autoren nicht anschließen kann, möchte ich meine eigenen, freilich sehr fragmentarischen Erfahrungen mitteilen. Ich habe in den ersten Monaten des Jahres 1916 mit *Avena* und auch mit *Setaria italica* und einigen Wurzeln experimentiert, um mir ein Urteil über Blaauws Hypothese zu bilden. Gewissen negativen Krümmungsvorgängen bei *Avena* habe ich bei der geringen Zahl meiner Versuche damals mißtraut. Vor kurzem hat nun Herr L. Brauner auf meine Veranlassung die Untersuchung wieder aufgenommen und diese negativen Krümmungen unter gewissen Bedingungen regelmäßig wieder beobachtet. Was ich aus meinen alten Protokollen mitzuteilen habe, unterscheidet sich in Einzelheiten der Versuchsanordnung etwas von den Experimenten meines Schülers: die Ergebnisse können teilweise nur im Anschluß an seine demnächst erscheinende Arbeit als gesichert gelten.

Die Versuche wurden im sog. Heliostatenzimmer des botanischen Instituts in München-Nymphenburg ausgeführt. Die Aufzucht der Keimlinge geschah in kleinen Töpfchen, die erst offen auf dem Regal des dunklen Kulturraums standen und dann durch den dunklen Verbindungsgang in den auf gleicher Temperatur gehaltenen Versuchsraum gebracht wurden. Bei Wachstumsmessungen standen die Keimlinge selten frei, meistens in 3—4 mm weiten, mit einem lockeren Wattebausch lose verschlossenen Glasröhrchen, die, in eine Korkplatte eingesetzt, am Tag vor dem Versuch übergestülpt wurden. Bei den meist sehr krumm wachsenden Keimlingen von *Setaria italica* erwiesen sich die Röhrchen, die in erster Linie der Feuchthaltung dienen sollten, besonders nützlich. Sollte die Krümmung beobachtet werden, so wurde ein kleines vier- oder achtseitiges Glashauss auf das Töpfchen gesetzt.



In den Röhrchen bzw. Glashäuschen hörte die Guttation der Koleoptilspitzen nie auf. Allseitige Beleuchtung wurde durch 4 ebene Reflektoren verabreicht, die in 24 cm Entfernung von der Pflanze standen, während die Pflanze gegen die senkrecht über ihr aufgehängte Lampe — eine mattierte Birne von 50 Kerzen — abgeschirmt war. Als Reflektoren dienten auf kleinen beweglichen Holzgestellen stehende Spiegel oder mit weißem Schreibpapier überzogene Glasplatten. Für einseitige Beleuchtung wurde ein einziger Spiegel aufgestellt, für zweiseitig ungleiche ein Spiegel und ein Papier einander gegenüber. Während der Versuche brannte dauernd eine Lampe mit Überfang aus Rubinglas; Krümmungen zu dieser roten Lampe hin traten nie auf. Zur Beobachtung von Wachstum und Krümmung diente ein Winkelsches Horizontalmikroskop.

Die am Ort des Keimlings induzierte Helligkeit dürfte bei Verwendung der Spiegel etwa 40 Meterkerzen betragen haben; die Intensität des durch die Papierflächen reflektierten Lichts ist nicht bekannt. Die Temperatur betrug  $21,5-24,5^{\circ}$ , meistens etwa  $22,5^{\circ}$ ; innerhalb eines Versuchs schwankte sie selten um mehr als  $\frac{1}{2}^{\circ}$ . Die Keimlinge waren bei *Avena* 20—45, bei *Setaria* 35—45 mm lang. Die Messungen wurden in Zwischenräumen von 3' gemacht; Intervalle von 10', wie sie Sierp verwendet, lassen manche rasch verlaufende Oszillation undeutlich werden. Lundegårdhs Methode vollends, der in Intervallen von 1 h registriert, kann keine Übergangsreaktion zur Darstellung bringen. Die Zahlen der Tabellen geben mit 10 multiplizierte Mikrometerwerte.

#### *Avena sativa.*

6 oder 3 Minuten lang dauernde Beleuchtung mit 4 Spiegeln erzeugte die aus den Mitteilungen von Vogt und von Sierp gut bekannte Wachstumsreaktion (Tabelle 1, Reihe 1 und 2, Figur 1). Bei 6' langer einseitiger Belichtung (Vers. 4) fällt die Reaktion ziemlich genau so aus wie bei vierseitiger (Vers. 3) — für die Kurve a sind die beiden Versuche zusammengefaßt —; Lundegårdh scheint ähnliches beobachtet zu haben (1921, S. 197). Dabei wird eine deutliche, erst positive, dann negative, dann wieder positive Krümmung ausgeführt (Reihe 3). Daraus ist zu schließen, daß nur ein kleiner Teil der Wachstumsreaktion bei einseitiger Beleuchtung für die Krümmung »ausgenützt«

Tabelle I. Avena.

Nr.	3'	6'	9'	12'	15'	18'	21'	24'	27'	30'	33'	36'	39'	42'	45'	48'	51'	54'	57'	60'
1. Reihe. 4 oder 1 Spiegel, 6' Belichtung, Wachstum.																				
3	46	46	43	44	44	35	37	30	55	63	72	74	70	64	50	45	42	44	43	47
4	48	53	50	40	35	29	25	30	30	60	70	75	70	70	54	43	43	47	40	40
N	94	99	93	84	79	64	62	60	85	123	142	149	140	134	104	88	85	91	83	87
Σ	100	104	98	88	83	67	65	63	89	126	149	156	147	141	109	92	89	96	87	91
2. Reihe. 4 Spiegel, 3' Belichtung, Wachstum.																				
11	42	42	45	43	43	43	40	37	38	40	46	52	54	56	56	53	47	47	43	43
11	42	40	38	37	39	39	38	33	34	35	37	43	47	48	47	48	47	43	43	44
11	43	43	45	40	38	36	38	33	31	31	34	39	43	47	45	48	41	41	39	36
Σ	127	125	128	120	120	118	116	103	103	106	117	134	144	151	148	149	135	131	125	123
100	100	100	96	96	96	94	93	82	82	85	94	107	115	121	118	119	108	105	100	98
3. Reihe. 1 Spiegel, 6' Belichtung, Krümmung.																				
4																				
4. Reihe. 1 Spiegel, 3' Belichtung, Krümmung.																				
14																				
5. Reihe. 1 Spiegel + 1 Papierfläche, Dauerlicht, Krümmung.																				
23	0	0	0	1,1	1,1	0,5	0,2	0,7	0,6	1,0	0,3	0,5	1,1	2,0	3,0	4,6	4,2	2,0	3,5	1,4
29	1,8	0,8	0,6	0,9	0	1,0	3,0	3,0	3,6	3,3	4,0	5,0	6,7	7,2	5,0	3,0	1,0	1,3	3,0	5,1
Σ	1,8	0,8	0,5	0,4	0,2	0,3	2,4	2,0	3,9	3,8	5,1	7,0	9,7	10,7	9,0	7,3	3,4	4,8	7,4	10,3

Tabelle 1. Avena (Fortsetzung).

Nr.	3'	6'	9'	12'	15'	18'	21'	24'	27'	30'	33'	36'	39'	42'	45'	48'	51'	54'	57'	60'
12	47	47	46	46	45	43	39	33	33	36	42	56	64	70	71	67	59	58	57	62
16	42	42	45	45	44	41	35	36	32	30	40	43	57	61	63	65	60	60	60	61
19	56	58	54	52	49	45	37	30	28	25	30	45	49	60	62	64	66	60	57	53
20	48	48	45	42	42	33	30	28	21	28	30	33	40	48	51	57	52	50	54	51
24	52	52	55	52	48	45	43	41	37	34	36	39	50	54	60	60	59	55	55	55
26	32	34	38	40	38	36	28	24	22	26	24	28	40	46	48	52	54	54	54	54
27	30	34	34	34	36	38	32	30	28	24	24	24	28	32	36	38	36	30	28	30
29	48	46	44	40	36	34	30	30	26	24	18	18	18	28	50	60	66	64	60	60
31	56	52	56	52	46	42	40	36	34	28	28	24	26	34	44	60	66	64	62	62
$\Sigma$	411	413	417	405	384	357	314	289	259	253	272	310	372	433	485	523	518	497	491	488
	100	100	101	98	93	87	76	70	63	61	66	75	80	105	118	127	126	121	119	119

## 6. Reihe. 4 Spiegel, Dauerlicht, Wachstum.

## 7. Reihe. 4 Papierflächen, Dauerlicht, Wachstum.

22	35	35	35	37	36	34	33	31	31	33	36	39	40	40	38	37	37	36	36	36
25	35	35	35	35	35	34	33	31	30	29	32	33	38	39	41	42	39	39	37	38
28	30	30	30	30	30	28	27	29	28	25	27	30	29	29	29	28	28	29	29	28
29	32	32	32	31	30	32	30	30	28	30	26	30	32	35	38	40	44	44	44	42
30	30	28	26	28	28	28	26	24	22	22	24	26	30	40	44	46	44	42	36	36
$\Sigma$	162	160	158	161	159	156	149	145	139	145	158	169	183	190	193	192	190	182	180	180
	100	100	99	100	100	98	93	91	87	87	91	99	106	114	119	121	120	118	114	113

## 8. Reihe. Dauerlicht ohne Reflektoren, Wachstum.

18	40	41	38	39	40	41	41	42	44	45	46	46	51	48	50	49	47	47	47	48
	100	103	95	98	100	103	103	105	110	113	115	115	128	120	125	123	118	118	118	120



wird: Vorder- wie Hinterflanke erfahren annähernd gleichzeitig Verzögerung und Beschleunigung des Wachstums, doch haben die Wachstumsänderungen auf der Vorderseite ein etwas anderes Ausmaß als auf der Hinterseite. Die positive Krümmung fällt mit der Wachstumsabnahme zusammen, die negative Krümmung

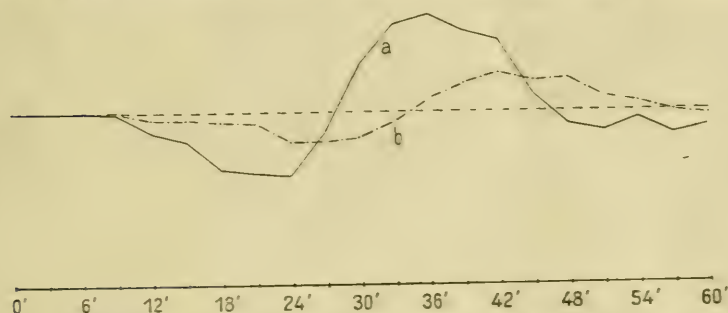


Abb. 1. Wachstum bei vierseitiger Belichtung. Kurve a: 6' belichtet, 2 Versuche. b: 3' belichtet, 3 Versuche.

mit der Zuwachssteigerung, die zweite positive Krümmung mit der Wiederabnahme: alle Änderungen der Zuwachsgeschwindigkeit müssen also vorn ausgiebiger sein als hinten.

Nach 3' langer einseitiger Spiegelbeleuchtung wurde die Krümmung im Netzmikrometer verfolgt und der Ort der Koleoptilspitze in kariertes Papier eingetragen (Fig. 2). In Reihe 4 (Tabelle 1) ist die horizontale Verschiebung der Spitze aus der Netzzeichnung ausgezogen und in willkürlich gewähltem Maßstab verzeichnet. Die anfängliche

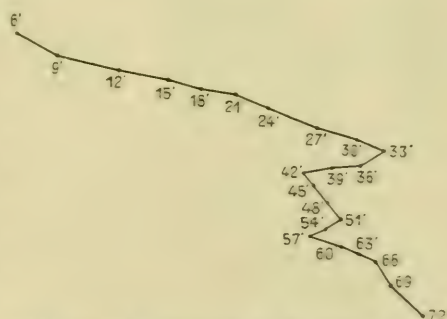


Abb. 2. Krümmung nach einseitiger 3' dauernder Belichtung. Einzelversuch.

positive Bewegung der Spitze ist wohl nur zu einem geringen Teil tropistischer Art. Sehr auffällig ist die durch eine positive Schwankung unterbrochene negative Phase zwischen 33' und 57'.

Bei einseitiger Beleuchtung ist die auf der Hinterflanke der Avena-Koleoptile induzierte Lichtintensität nicht bekannt. Des-

halb habe ich auch antagonistische Reizung mit zwei verschiedenen Lichtintensitäten angewandt, nämlich das Licht der Lampe auf der einen Seite durch einen Spiegel, auf der Gegenseite durch eine Papierfläche auf die Pflanze reflektiert. Auf der dem Papier zugewendeten Flanke wird sich die Durchleuchtung von der Gegenseite her freilich noch immer in beträchtlichem Maß fühlbar machen, aber wenn wir diesen nach seinem Ausmaß unbekannten Faktor unberücksichtigt lassen, ist der Fehler sicher kleiner als wenn wir bei einseitiger Beleuchtung die abgewendete Flanke als dunkel betrachten. Denn im ersten Fall rechnen wir  $a$  statt  $a + x$ , im zweiten  $o$  statt  $o + x$ , wobei das vernachlässigte  $x$  nach dem Weberschen Gesetz im zweiten

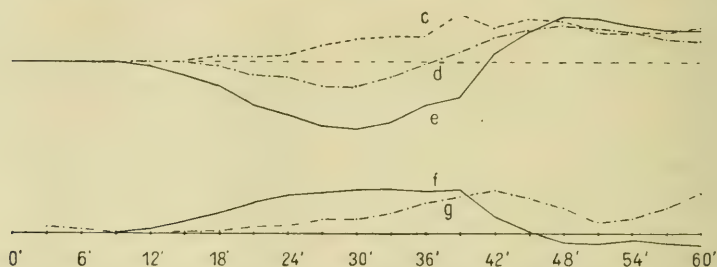


Abb. 3. Kurven c, d, e = Wachstum bei allseitiger Dauerbeleuchtung; c im schwachen Raumlicht, Einzelversuch, d zwischen 4 weißen Papieren, 5 Versuche, e zwischen 4 Spiegeln, 9 Versuche. Kurven f und g = Krümmung; f konstruiert aus d und e, g beobachtet in 2 Versuchen.

Fall physiologisch mehr Gewicht hat als im ersten. Die horizontale Bewegung der Spitze wurde mikrometrisch bei Dauerbeleuchtung bestimmt (Reihe 5). Die Kurve g (Fig. 3) zeigt diesmal nicht gerade ein Negativwerden, aber doch eine deutliche Abschwächung der positiven Krümmung zwischen 42 und 51', bevor die Spitze sich mit wieder vergrößerter Geschwindigkeit positiv weiterbewegt.

Dem besprochenen Versuch entsprechen für die Wachstumsbeobachtungen die beiden Reihen 6 und 7. Die Kurven e und d (Fig. 3) zeigen, daß die Wachstumsverzögerung bei Spiegelbeleuchtung beträchtlich ausgiebiger ist als bei Verwendung von Papierflächen, daß dagegen die Steigerung nicht sehr verschieden ausfällt. Sogar Beleuchtung durch das diffuse sehr schwache

Raumlicht, wie es den Keimling bei Wegnahme aller Reflektoren von den schwarz gestrichenen Wänden her trifft, hat, falls der einzige Versuch typisch ausgefallen ist, eine ansehnliche Steigerung des Wachstums, ohne vorhergehende Abnahme, zur Folge (Reihe 8, Kurve c). Falls die ganze Wachstumsveränderung sich in der krümmungstätigen Zone abspielte, müßte bei zweiseitiger Beleuchtung mit Spiegel und Papier, vorausgesetzt, daß die Durchleuchtung vom Spiegel her nicht wesentlich ins Gewicht fällt, ein Krümmungsvorgang sich ergeben, wie er in Kurve f aus den Kurven d und e konstruiert ist: positive Krümmung bis um 40', dann Abnahme und Umschlagen in negative Bewegung nach 45'. Daß die Reaktion in Wirklichkeit anders ausfällt (Kurve g), ist schon berichtet.

Es lag nahe zu vermuten, der Sitz der kräftigen, aber zwischen weiten Grenzen der Helligkeit annähernd gleich ausfallenden Wachstumssteigerung sei in den unteren zunächst nicht krümmungstätigen Teilen der Koleoptile zu suchen, während die sich auf geringe Helligkeitsunterschiede fein einstellende Wachstumsverzögerung in der Spitze liege und dort zur Krümmung führe. Herr J. Ehmann hat im Sommer 1919 im selben Raum und mit derselben Apparatur, die zu meinen Versuchen gedient hatte, die Frage zu beantworten gesucht durch Wachstumsmessung bei partieller Belichtung, wie sie inzwischen auch Sierp ausgeführt hat (1921), und durch mühsame Messung des Wachstums einzelner Zonen der Koleoptile. Leider mußte er seine Untersuchungen abbrechen, bevor ein eindeutiges Ergebnis erreicht war.

Wir kennen bis jetzt also nur die Veränderungen des Gesamtwachses, die über das Zustandekommen der Krümmung nichts aussagen. Die Wachstumsvorgänge bei der phototropischen Reaktion der Haferkoleoptile sind somit noch lange nicht geklärt, aber zu dem Urteil Lundegårdhs (1921), daß das Verhalten des Objekts gegen Blaauws Theorie spreche, kann ich nicht kommen. Lundegårdhs Messungen (S. 199) zeigen nur, daß das Wachstum durch einseitige Belichtung nicht auf der ganzen Länge des Objekts ungleichseitig verändert wird. Ist die Wachstumsveränderung in einer kurzen Zone der Koleoptile gegen geringe Helligkeitsdifferenzen »empfindlich«,

im übrigen Teil nicht, so können die von L. beobachteten Werte wohl auf dem von Blaauw angenommenen Weg verursacht sein.

### *Setaria italica.*

Bei einseitigem Dauerlicht beginnt energische positive Krümmung nach etwa 70'; ob es sich dabei wie bei *Avena* um die »zweite« handelt, vor der eine Phase negativer Tendenz einhergeht, ist bei der starken Nutation des Objekts nicht entschieden. Die Wachstumsreaktion bei 15—18 Minuten dauernder vierseitiger Belichtung ist gegenüber der von *Avena* sehr verwaschen (Tabelle 2, Reihe 1 und 2, Kurve k in Fig. 4); das Maximum liegt bei etwa 70'. Wird die Koleoptile durch ein

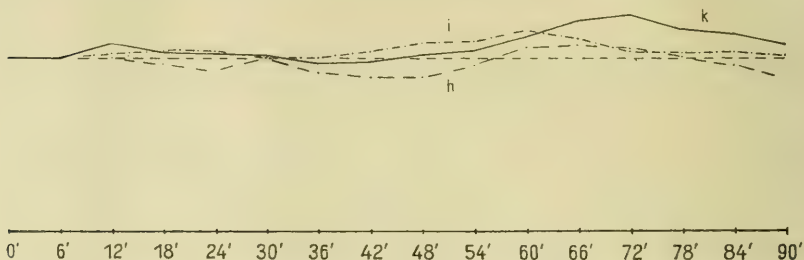


Abb. 4. Wachstum bei vierseitiger Belichtung. h Dauerbelichtung des ganzen Keimsprosses, 3 Versuche. i 15' lange Belichtung des Mesokotyls bei verdunkelter Koleoptile, 3 Versuche. k 15—18' lange Belichtung des ganzen Keimsprosses, 5 Versuche.

Stanniolkäppchen dunkel gehalten, während das Mesokotyl vierseitiges Licht empfängt, so ist die Wachstumssteigerung noch weniger deutlich (Reihe 3, Kurve i). Bei Dauerbelichtung des ganzen Keimsprosses ist die Wachstumsabnahme deutlicher, die Zunahme schwächer (Reihe 4, Kurve h).

Daß das tropistisch nicht direkt reizbare Mesokotyl eine Wachstumsreaktion ausführt (Reihe 3, Kurve i), ist unverkennbar. Diese Reaktion wird durch Reizleitung von der Spitze her verstärkt, wenn die Koleoptile mitbeleuchtet wird (Reihe 1 und 2), und vermutlich wird sie, die an und für sich symmetrisch ist, bei einseitiger Beleuchtung der Koleoptile asymmetrisch verstärkt und damit im ganzen asymmetrisch. Mit Fittings bekannten Ergebnissen über die Abhängigkeit der Mesokotyl-



länge von totaler und partieller Beleuchtung des Keimsprosses steht der Befund meiner fragmentarischen Versuche, die die Übergangsreaktion betreffen, in bester Übereinstimmung.

Tabelle 2. *Setaria*, Belichtung mit 4 Spiegeln.

Nr.	6'	12'	18'	24'	30'	36'	42'	48'	54'	60'	66'	72'	78'	84'	90'
1. Reihe. 15' belichtet.															
8	38	40	40	42	39	42	46	49	55	61	68	66	55	50	47
9	46	48	42	46	42	41	41	46	40	42	43	48	45	57	56
14	41	48	42	45	47	47	48	45	47	50	54	59	57	55	50
$\Sigma$	125	136	124	133	128	130	135	140	142	153	165	173	157	162	153
2. Reihe. 18' belichtet.															
8	54	60	59	52	56	52	47	49	54	57	60	60	60	52	52
10	56	59	60	54	54	47	49	49	49	54	60	62	60	56	51
$\Sigma$	110	119	119	106	110	99	96	98	103	111	120	122	120	108	103
$\Sigma R. 1 + 2$	235	255	243	239	238	229	231	238	245	264	285	295	277	270	256
	100	109	103	102	101	97	98	101	104	112	121	126	118	115	109
3. Reihe. 15' belichtet mit bedeckter Koleoptile.															
15	51	50	51	50	49	51	52	55	53	53	51	41	41	44	42
16	40	46	47	49	47	47	49	49	56	51	51	48	48	48	48
17	42	40	40	38	38	35	38	41	45	46	46	46	48	47	46
$\Sigma$	133	136	138	137	134	133	139	145	147	155	148	138	137	139	136
	100	102	104	103	100	100	104	109	110	116	111	104	103	104	102
4. Reihe. Dauerbelichtung.															
8	60	58	58	53	58	51	50	53	55	58	59	58	54	54	48
11	69	67	59	56	55	50	48	50	53	62	66	64	60	54	48
18	44	45	50	52	57	55	56	51	58	62	61	61	58	60	58
$\Sigma$	173	170	167	161	170	156	154	154	166	182	186	183	172	168	154
	102	100	97	93	100	91	89	89	96	106	108	106	101	97	89

### Wurzeln.

In Wasser wachsende Keimwurzeln von *Lupinus albus* und *Zea Mays* wurden in normaler Lage mit dem Horizontalmikroskop beobachtet, erst bei rotem Licht, dann bei Dauerbeleuchtung mit weißem Licht oder nach 15' dauernder Weißbeleuchtung wieder in rotem Licht. Eine Schwankung der Wachstumsgeschwindigkeit unter dem Einfluß des Übergangs von dunkel zu hell trat im Lauf einer Stunde nicht ein. Bei den Wurzeln von *Avena* und *Raphanus* hat Blaauw ebenfalls keine solche Reaktion finden können. Für unmöglich halte ich eine Übergangsreaktion bei phototropisch nicht reizbaren Wurzeln nach den Erfahrungen am Mesokotyl von *Setaria* nicht. Tat-

sächlich vermochte Blaauw bei der phototropisch indifferenten Wurzel von *Lepidium sativum* eine geringe Wachstumsdepression bei Belichtung festzustellen; augenscheinlich ist die Unterschiedsempfindlichkeit — in dem oben angedeuteten Sinn — zu gering, als daß bei den optischen Eigenschaften des Objekts eine zu Krümmung führende Ungleichseitigkeit der Reaktion zustande käme. Daß im Gegensatz zu diesen Fällen die (negativ) phototropisch reagierende Wurzel von *Sinapis alba* eine höchst ausgeprägte Lichtwachstumsreaktion zeigt, ist für Blaauws Theorie von größtem Gewicht.

## II. Geotropismus.

Versuche, am kontinuierlich laufenden Klinostaten, bei allseitiger geotropischer Dauerreizung, das Wachstum von *Avenakoleoptilen* zu messen, schlugen fehl (München 1916). Nun hat Frl. Zollikofer (1922) die Wachstumsreaktionen nach kurz dauernder geotropischer Induktion verfolgt und ähnliche Verhältnisse angetroffen wie bei Lichtreizung. Das zeitliche Zusammenfallen der Wachstumswellen mit den Phasen der nicht gleichmäßig fortschreitenden geotropischen Krümmung weist nach der Ansicht der Verf.n darauf hin, daß die geotropischen Krümmungen sich wie die phototropischen auf selbständige, verschiedene Wachstumsreaktionen der verschiedenen Flanken zurückführen lassen werden. Die Theorie des Geotropismus im einzelnen an die Blaauwsche des Phototropismus anzugleichen wagt die Verf.n noch nicht.

Zwischen Schwerkraftreizung und Lichtreizung besteht, wie schon oft hervorgehoben worden ist, der fundamentale Unterschied, daß dort verschiedene Flanken nie verschieden starke mechanische Impulse erhalten können, daß das Organ in seiner ganzen Ausdehnung von dem Reizmittel mit gleicher Stärke affiziert wird. Von Druckwirkungen, die die Organe und Organteile auf einander ausüben, dürfen wir ja fürs erste wohl absehen. Kommt trotzdem nach der Ablenkung etwa eines orthotropen Organs aus der Lotrichtung bei selbständigem Reagieren der verschiedenen Flanken eine ungleichseitige Reaktion zustande, so muß diese von einer radialen Polarität des Organs herrühren, wie sie die Statolithentheorie seit Noll ge-

fordert hat und wie es besonders klar von Haberlandt (1903, S. 471) formuliert worden ist: die Plasmahäute an innerer Tangentialwand, äußerer Tangentialwand und Radialwänden müssen wenigstens in der reizperzipierenden Zone physiologisch differenziert sein. Eine Zelle, die unter der Mittelebene des zylindrischen, wagrecht exponierten Organs liegt, muß etwa bei einem negativ geotropischen Stengel zu Wachstumssteigerung veranlaßt werden, eine über der Mittelebene liegende vielleicht zu Wachstumsverzögerung. Bei der Haferkoleoptile könnte es sich nach den Wachstumsmessungen von Frl. Zollikofer wohl nur um Wachstumssteigerung handeln, die unten stärker ausfällt als oben. Die Untersuchungen, die zahlreiche Autoren seit Sachs an längsgespaltenen Stengeln und Wurzeln ausgeführt haben, bestätigen tatsächlich die ausgesprochene Erwartung. Besonders eingehend hat Schtscherback das Verhalten von Stengeln studiert. Ein längs gespaltenes Hypokotyl von *Lupinus* z. B., das derart wagrecht exponiert wird, daß die Spaltebene horizontal liegt, zeigt in der physikalisch unteren Spalthälfte Längenzunahme, die obere Hälfte wächst viel schwächer oder überhaupt nicht. Vertauschung der Lage der beiden Hälften führt auf der Stelle zur Umkehrung des Verhältnisses der Zuwachswerte. Die primäre Wirkung des queren Angriffs der Schwerkraft ist also, daß jede Flanke des Organs ihre infolge der radialen Polarität charakteristische, von der Lage der Tangentialwände abhängige Wachstumsreaktion ausführt; die Resultante dieser Reaktionen ist die geotropische Krümmung. Eine eingehendere Untersuchung der Übergangsreaktionen, nach dem Muster der Blaauwschen Arbeiten, ist in meinem Institut im Gang.

Ob die radiale Polarität z. B. in Wurzeln und Stengeln allgemein ausgebildet ist, und die geotropische Perzeptionsfähigkeit dann nur auf dem Vorhandensein besonderer Strukturen, wie es Statolithen sind, beruht, oder aber die geotropisch direkt reizbaren Organe sich eben durch die radiale Polarität auszeichnen, ist noch zu prüfen. Wenn das Mesokotyl von *Setaria* nach Entfernung der Koleoptile bei wagrechter Exposition eine Wachstumsreaktion ausführt, ohne sich zu krümmen, dann fehlt ihm die radiale Polarität, aber nicht die Fähigkeit der Per-

zeption. Aber einerlei, worauf der Mangel der geotropischen Reaktionsfähigkeit im geköpften *Setaria*-Keimsproß beruht (Guttenberg 1911, S. 313), das eine ist ebensogut wie bei der phototropischen Reaktion zu verstehen, daß die in dem wenig ausgedehnten Perzeptionsorgan, der Koleoptile, durch den geotropischen Reiz gesetzten asymmetrischen Veränderungen sich auf dem Weg der Reizleitung in der Längsrichtung des Organs forpflanzen und so auch das Mesokotyl in einen dorsiventralen Zustand versetzen können.

Jena, Ostern 1922.

### Zitierte Literatur.

- Blaauw, Licht u. Wachstum III. Mededeel. van de Landbouwhoogeschool Wageningen. 1918.
- Fitting, Lichtperzeption u. phototropische Empfindlichkeit. Jahrb. f. wiss. Bot. 1907. 45.
- Guttenberg, v., Über die Verteilung der phototropischen Empfindlichkeit in der Koleoptile der Gramineen. Ebenda. 1911. 50.
- , Studien über den Phototropismus der Pflanzen. Beitr. z. allgem. Bot. 1922. 2.
- Haberlandt, Zur Statolithentheorie des Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Bot. 1903. 38.
- Lundegårdh, Die Bedeutung der Lichtrichtung für den Phototropismus. Ber. d. d. bot. Ges. 1919. 37.
- , Die Beziehungen zwischen der Lichtwachstumsreaktion u. dem Phototropismus. Ebenda. 1921. 39.
- Schtscherback, Die geotropische Reaktion in gespaltenen Stengeln. Beih. z. Bot. Centralbl. Abt. I. 1910. 25.
- Sierp, Untersuchungen über die durch Licht u. Dunkelheit hervorgerufenen Wachstumsreaktionen bei der Koleoptile von *Avena sativa* u. ihr Zusammenhang mit den phototropischen Krümmungen. Zeitschr. f. Bot. 1921. 13.
- Vogt, Über den Einfluß des Lichtes auf das Wachstum der Koleoptile von *Avena sativa*. Ebenda. 1915. 7.
- Zollikofer, Über den Einfluß des Schwerereizes auf das Wachstum der Koleoptile von *Avena sativa*. Rec. d. trav. bot. néerland. 1922. 18.





## Besprechungen.

### Cockayne, L., The Vegetation of New Zealand.

Die Vegetation der Erde, von A. Engler und O. Drude. Bd. XIV. — Leipzig und New York. 1921. 8°, 364 S. 2 Karten, 65 Taf. mit 95 Fig.

Seit mehr als 25 Jahren hat sich L. Cockayne der Pflanzengeographie Neuseelands gewidmet und die Pflanzendecke des Landes von dem fast tropischen Norden bis zu den Gipfeln der Hochgebirge und zu den »antarktischen« Vorinseln aufs gründlichste untersucht. Im vorliegenden Bande faßt er sein Lebenswerk zusammen. Es ist eine auf jeder Seite und bis ins einzelne originale Schilderung der Vegetation, deren Wesen wir vor Cockayne nur in schattenhaften Umrissen kannten. Der Wert der Leistung beruht auf dem glücklichen Umstand, daß der Verf. trotz seiner räumlichen Isolierung in enger geistiger Fühlung mit der modernen Entwicklung der Vegetationskunde gearbeitet hat. Der Stoff ist von den Gesichtspunkten und mit den Anschauungen unserer Zeit dargestellt; es wird also dem zeitgenössischen Leser leicht, eine klare Vorstellung von den Wuchsformen und Leitpflanzen, den Assoziationen und Sukzessionen aller Höhenlagen des wechselreichen Insellandes zu gewinnen. Aber subjektive Auffassungen oder spekulative Erörterung läßt der Verf. dabei ganz zurücktreten; er will die Natur so sachlich wie möglich wiedergeben, und um dieser Objektivität willen hat er auch auf die Auswahl und Ausführung der zahlreichen photographischen Aufnahmen besondere Sorgfalt gewandt. So ist seine »Vegetation of New Zealand« ein Werk, das nie veralten kann.

Im floristischen Abschnitt wird zum erstenmal eine Einteilung des Gebietes in natürliche Provinzen und Distrikte vorgeschlagen. Cockayne erläutert sie durch vorwiegend statistische Daten; wie weit genetische oder klimatische Faktoren für die floristische Gliederung maßgebend seien, wird nicht erörtert.

Bemerkenswerte Ergebnisse liefert die Untersuchung, welche Wirkung die weiße Besiedlung Neuseelands auf die Flora ausgeübt hat. Große Teile der Niederung sehen ja heute mehr europäisch aus als neuseeländisch, zahlreiche eingelürgerte Fremdlinge wachsen neben den indigenen, manche treten sogar zu eigenen Assoziationen zusammen. Aber

im Gegensatz zur landläufigen Vorstellung zeigt sich, daß die neue Vegetation durchaus an die vom Menschen abhängigen Zustände des Mediums gebunden ist. Die eingewurzelte Ansicht, die autochthonen Arten seien an sich weniger gut im Einklang mit ihrer Umgebung als viele Kolonisten und unterlägen ihnen daher im Kampfe schnell, findet in den vielfährigen Wahrnehmungen Cockaynes keine Stütze.

L. Diels.

## Kühn, A., Morphologie der Tiere in Bildern.

I. 1. Protozoen; I. Teil: Flagellaten. Berlin. 1921. 106 S. u. 201 Textabb.

Keine spezielle Systematik will Kühn mit seiner Morphologie geben, ebensowenig ein Bestimmungsbuch, sondern eine Bildnis-Sammlung. Mit ihrer Hilfe sollen sich die Bauverhältnisse in den Gruppen des Tierreichs leicht übersehen und untereinander vergleichen lassen, so daß sich daraus die Organisations-Typen mit allen ihren Abwandlungen, sowie die Verwandtschaftsbeziehungen der verschiedenen Formen sozusagen von selbst ergeben. Dementsprechend ist der Text sehr kurz gehalten: Übersichten, sowie kurze Beschreibungen. Die Bilder sind sorgfältig ausgewählt und nach einheitlicher Manier gezeichnet, so daß ein und dasselbe Zellorgan immer mit denselben Mitteln dargestellt und daher in den verschiedenen Typen immer wieder leicht erkannt wird. Es kann festgestellt werden, daß Verf. sein Ziel erreicht hat.

Daß in seinem Buch nicht sämtliche Gattungen vertreten sein können, ist im Hinblick auf die Anlage des Werkes durchaus verständlich; immerhin fällt es auf, daß unter den Chloromonadidae die farblose *Polytoma* nicht genannt wird, da doch Verf. Wert darauf legt, die apochromaten Formen zu erwähnen, die sich an chromatophorenführende Verwandte anschließen lassen. Diesem von Pascher vertretenen Gedanken, daß viele, wenn nicht alle, farblosen Formen von chromatophorenführenden abstammen, versucht Verf. in seiner systematischen Anordnung — denn ohne solche kommt er natürlich nicht aus — auch dadurch Ausdruck zu geben, daß er die farblosen Formen, die sich an chromatophorenführende *Phytomastiginen* (»*Phytomonadina*« auf S. 73 ist wohl ein Druckfehler) nicht direkt anschließen lassen, erst nach den autotrophen Formen behandelt. Obgleich man verschiedener Ansicht darüber sein kann, wieweit eine Ableitung der farblosen Flagellaten von chromatophorenführenden durchführbar sei, so ist der vorliegende Versuch jedenfalls zu begrüßen, in welchem bei der systematischen Anordnung dieses Prinzip möglichst konsequent zur Anwendung gebracht worden ist.

Daß Verf. bei der Gruppierung der Chrysomonaden weniger konsequent gewesen ist, und sich dabei weder für strikte Verwendung der Zahl und Ausbildung der Geißeln, noch für Verwendung der Körperhülle entschieden hat, ist schade. Denn das gemischte System, bei dem die ersten drei Familien auf Grund der Geißelzahl, die letzten drei auf Grund der Beschaffenheit des Periplasts und seiner Ausscheidungen definiert werden, ist wenig befriedigend. Im Prinzip recht glücklich scheint mir dagegen die Angliederung der Calonymphiden und Hypermastiginen an die Tetramitidae zu sein, wobei den Distomatinen allerdings eine gewisse Sonderstellung eingeräumt werden muß, und der Anschluß der Trimastiginen noch offen gelassen wird.

Kühns Buch ist also wohl durchdacht und enthält neben den morphologischen Angaben auch wertvolle systematische Versuche und Anregungen. Es wird deshalb nicht nur im Unterricht, sondern auch bei der Forschung gute Dienste leisten. G. Senn.

### Gothan, W., Potoniés Lehrbuch der Paläobotanik.

Zweite umgearb. Auflage. Zweite und dritte Lieferung. Berlin. 1921.  
161—537. Fig. 141—326.

Mit diesen beiden Lieferungen liegt dieses Lehrbuch vollständig vor. Gothan weist in seinem Vorwort darauf hin, daß er die neuere Literatur nicht vollständig hat benutzen können. Man spürt jedoch in den späteren Abschnitten seines Buches nicht zuviel davon, besonders weil er hier an mancher Stelle Gelegenheit gefunden hat, neuere Ergebnisse, die im Anfang seines Buches nicht verwendet werden konnten, noch zu erwähnen (z. B. die Untersuchungen von Kidston und Lang über die Psilophytales).

Der von Gothan bearbeitete systematische Teil enthält die Articulatae, Lycopodiales und Gymnospermae. Diese Abschnitte enthalten, wie es auch in dem Abschnitte über die Farne und Cycadofilices der Fall ist, zu viele Namen und zu viele unaufgeklärte Angaben, wodurch die Darstellung manchmal zu knapp wird. Von botanischer Seite wird dies nicht so gespürt werden, wie es von geologischer Seite der Fall sein wird, da hier in mancher Hinsicht Vorkennnis angenommen werden darf. Trotzdem glaube ich, daß Gothan bei einer neuen Auflage mehr allgemeine Abschnitte bringen muß. Die ausführliche Beschreibung einiger Formen mit kurzem Hinweis auf die übrigen halte ich für zweckmäßiger. Der Botaniker findet in dieser Auflage eine Fülle von Tatsachen, die ihm zum Vergleich der fossilen Pflanzen mit den Rezenten und dadurch zu einem richtigen Verständnis der Botanik von großem Nutzen sein können. Während der Botaniker im allgemeinen sich fast

nur für die Ergebnisse der Untersuchung der Anatomie fossiler Pflanzen interessiert und man in den meisten botanischen Lehrbüchern, wenn überhaupt etwas über Paläobotanik, nur Angaben über die Anatomie antrifft, hat Gothan hier deutlich gezeigt, daß auch die sogenannten Abdrücke, besonders, wenn man die neuen Untersuchungsmethoden anwendet, manche wichtige Tatsache für den Botaniker bringen.

Besonders tritt dies hervor in den sehr nützlichen allgemeinen Betrachtungen, die er seinem Buch beigegeben hat und die ich als den besten Teil betrachte. Hier bringt er Übersichten über Verbreitung der fossilen Pflanzen, Geographie und Ökologie. Diese Abschnitte zeigen deutlich, wie wichtig die paläobotanischen Ergebnisse sind und wie groß die Rolle dieser ist bei der Beurteilung der gegenwärtigen Flora.

Für den Botaniker sind auch von großem Interesse die Menzelsche Bearbeitung der Angiospermen und die Stollersche Darstellung der Diluvialflora. Von botanischer Seite wird so manchmal behauptet, daß die fossilen Pflanzen zu mangelhaft und zu fragmentarisch sind und daß man diese deswegen fast nicht oder nur in einzelnen Fällen verwenden kann. Menzel zeigt jedoch deutlich, daß die Zahl der gut bekannten und sicher gedeuteten Reste ziemlich groß ist. Wenn man, wie es Menzel und Gothan tun, nur solche Reste verwendet und betrachtet, so geht aus den Ausführungen in diesem Lehrbuch deutlich hervor, daß ein richtiges Verständnis der rezenten Flora und ihrer Entwicklung, und besonders der heutigen Pflanzenverbreitung, ausgeschlossen ist ohne gründliche Kenntnis der Ergebnisse der Forschungen auf paläobotanischem Gebiet.

Das gleiche gilt in hohem Maße für die Kenntnis der Quartärflora. Ohne ein Studium der fossilen Floren aus der präglazialen Periode, der glazialen und postglazialen Zeiten, ist ein Verständnis der heutigen Flora und der jetzigen Pflanzenverbreitung ausgeschlossen. Daß noch vieles gerade in dem Studium der Quartärflora unaufgeklärt und undeutlich ist, und daß noch in mancher Hinsicht Meinungsunterschied herrscht, besonders was die sogenannten Interglazialfloren betrifft, tut nichts ab von der Wichtigkeit der bis jetzt erzielten Erfolge.

Potoniés Lehrbuch ist, so wie es jetzt in der Gothanschen Bearbeitung vorliegt, ein Buch von großem Wert für den Botaniker, der sich in rascher Weise über die Ergebnisse der Paläobotanik zu orientieren wünscht.

Wie schon gesagt, sind dieser Auflage auch eine Bearbeitung der Angiospermen und eine kurze Darstellung der Quartärflora beigegeben. Daß die Bearbeitung der Angiospermen Dr. Menzel übertragen wurde, ist ein sehr guter Gedanke. Menzel hat in dem knappen Raum, der



ihm zur Verfügung gestellt werden konnte, vieles gebracht. Daß er sich dabei in mancher Hinsicht etwas zu kurz fassen mußte, ist selbstverständlich. Auch hier sollten in einer neuen Auflage mehr allgemeine Betrachtungen gebracht werden, z. B. in dem Sinne, wie die von Berry für manche Familie verfaßten Übersichten über die Verbreitung und das Vorkommen der wichtigeren Formen. Die Abbildungen der Angiospermen geben eine sehr gute Übersicht über die behandelten Gruppen.

Eine wichtige Bereicherung des Buches hat Stoller geliefert. Gerade für das Studium der heutigen Flora, für das richtige Verstehen der zahlreichen pflanzengeographischen Fragen und Tatsachen bei den rezenten Pflanzengemeinschaften ist eine Kenntnis der spät-tertiären, glazialen und postglazialen Flora äußerst wichtig.

Alles zusammengenommen, kann die Gothansche Bearbeitung des Potoniéschen Lehrbuches als eine bedeutende Verbesserung und als eine wertvolle Bereicherung der paläobotanischen Literatur gerühmt werden.

W. Jongmans.

### **Morgan, Th. H., Die stoffliche Grundlage der Vererbung.**

Vom Verf. autorisierte deutsche Ausgabe von H. Nachtsheim. Berlin. 1921. 291 S. Mit 118 Abb.

Wollen wir Mendels für die Vererbungswissenschaft so ungemein bedeutsames Werk mit wenigen Worten charakterisieren, so können wir das ungefähr folgendermaßen tun: Mendel hat dem bis zu seiner endgültigen Würdigung planlosen Studium der Vererbungsvorgänge die zahlenmäßige, exakte Grundlage gegeben und hat die Erklärung der Vererbungsvorgänge in scharfer Weise auf die Gameten, im besonderen auf die Gametenbildung und die dabei sich abspielende Trennung und Verteilung der Merkmale oder ihrer Faktoren aufgebaut. Damit hat er die exakte Wissenschaft von der Vererbung begründet.

Er hat dann aus seinen Versuchen bestimmte Vorstellungen über die Übertragung der Merkmale abgeleitet, die darin gipfeln, daß die von den beiden Keimzellen in den Bastard eingebrachten einzelnen Faktoren sich gegenseitig entsprechen und dort jeweils Paare bilden, deren Paarlinge sich bei der Keimzellbildung trennen und unabhängig voneinander nach den Wahrscheinlichkeitsgesetzen auf die einzelnen Keimzellen verteilt werden, so daß also die verschiedenen Keimzellsorten in gleicher Anzahl auftreten.

Mendel hatte weiterhin eine Anzahl von Fällen kennen gelehrt, für welche seine Vererbungsregeln anscheinend nicht zutrafen, für die er aber ihre Gültigkeit dennoch durch gewisse Hilfsannahmen erweisen

konnte. Für eine große Reihe weiterer Fälle ist dies später sehr vielen anderen Forschern auf verschiedenen Wegen gelungen.

Die ersten, experimentell festgestellten Fälle aber, die nur durch Annahmen, welche mit den Mendelschen Regeln wenigstens z. T. nicht übereinstimmten, verständlich gemacht werden konnten, stellte Bateson bei seinen Koppelungsstudien an *Lathyrus* fest. Der von diesem Autor erbrachte Erklärungsversuch für die sich dort abspielenden Vorgänge dürfte indessen heute ziemlich allgemein aufgegeben sein.

Chromosomale Forschung hatte bis dorthin noch nicht aktiv in das Getriebe der neuen Vererbungswissenschaft eingegriffen. Wohl war die weitgehende Übereinstimmung zwischen den chromosomalen Vorgängen bei der Keimzellbildung und den kombinatorisch-statistischen Mendelschen Vererbungsgesetzen aufgefallen und hatte dem jungen Mendelismus eine starke Stütze verliehen; neue große Gebiete der Vererbungswissenschaft waren aber mit dieser Forschung noch nicht erschlossen worden; im Gegenteil, die mendelistisch-statistische Forschung gelangte dadurch bald an einen toten Punkt, daß die außerordentlich große Zahl der nach dieser Lehre der Umkombination zweifellos unterworfenen Merkmale sich durch Umkombination der wenig zahlreichen Chromosomen nicht erklären ließ. Man versuchte zwar durch mehr oder weniger glückliche Hilfshypothesen die mangelnde Übereinstimmung zwischen chromosomalen Gesetzmäßigkeiten und Mendelforschung herzustellen, ohne aber zunächst einen bleibenden Fortschritt zu erreichen.

Hier setzt das große Werk Morgans ein. Von mendelistisch-statistischer und chromosomal-zytologischer Forschung ausgehend, fand Morgan neue Gesetzmäßigkeiten, welche über die Mendelgesetze hinausgehen und damit einmal die schon seit Bateson bekannten, mit den Mendelschen Regeln nicht übereinstimmenden Vererbungsvorgänge der Erklärung zugänglich machen, zum anderen aber vor allem durch die Untersuchungen an der Fliege *Drosophila* eine solche Fülle von Tatsachen dem Verständnis näher bringen, daß wir Morgans Werk wohl heute als den größten Fortschritt auf dem Gebiete der Vererbungslehre seit Mendel betrachten können.

Nachtsheim hatte uns ja nun schon in vorläufiger Form über die in der amerikanischen Literatur verstreuten und uns zum großen Teil unzugänglichen Arbeiten Morgans und seiner Schule in übersichtlicher Weise berichtet; ein besonderes Verdienst aber hat er sich durch die Übersetzung des hier zur Besprechung vorliegenden neusten Buches Morgans erworben, das uns einen zusammenhängenden Einblick in die Untersuchungen und Gedankengänge des großen amerikanischen Gelehrten verschafft.

Morgan geht bei seiner Darstellung von den beiden Grundgesetzen Mendels aus, die er beide in Beziehung zu den chromosomalen Vorgängen bringt und auf ihrem Boden erörtert. Er wendet sich dann zu einfacher Darstellung der Koppelung und zur Betrachtung des crossing-over, welches er teils schematisch, teils an der Hand der ja leider erst in ihren Anfängen steckenden histologischen Untersuchungen behandelt. Es folgt dann die Erörterung der linearen Anordnung der Gene im Chromosom, verbunden mit der Behandlung von Interferenz und Koïnzidenz und die Darlegung des Gesetzes der begrenzten Zahl der Koppelungsgruppen.

Das nächste Kapitel bringt die Erörterung der Variation der Chromosomenzahl, der Tetraploidie, der überzähligen Chromosomen usw., so der bekannten Fälle von *Oenothera*, *Drosera*, der Moose, *Ascaris*, *Pygaera* usw. Weiter schließt sich die Behandlung des Geschlechtschromosoms und der geschlechtsgebundenen Vererbung an, wieder ausgehend von *Drosophila*, aber auch weiter dargestellt an *Abraxas* und anderen Typen. Angeschlossen werden alle die in die Geschlechtsbestimmung hineinspielenden Fälle, wie Parthenogenese, Gynandromorphismus, Intersexes, Hermaphroditismus, Non-disjunction usw.

Im folgenden Kapitel wird im Anschluß an die Erörterung diploider Parthenogenese der Vorschlag gemacht, den Begriff der reinen Linie auf alle Formen auszudehnen, deren Gene in allen Individuen die gleichen sind, gleichgültig, ob die Allelomorphenpaare homozygot sind oder nicht. Dem Ref. erscheinen allerdings die Vorteile der Veränderung des genetisch gefaßten Begriffes der reinen Linie in einen ganz anderen nur strukturell begrenzten Begriff, der auch die Stellung der reinen Linie zum Klon verschieben würde und unsere Nomenklatur revoltieren müßte, besonders zu einer Zeit, wo dem Begriffe der reinen Linie von verschiedenen Seiten Angriffe bevorstehen, nicht durchschlagend zu sein. Zudem würde sich der neue Begriff der reinen Linie mit dem Biotypus Johannsens (Elemente, 1913, S. 207), d. h. der Gesamtheit der Organismen mit identischer genotypischer Struktur decken.

Der nächste Abschnitt bringt die Erörterung der Versuche Boveris, Baltzers und Herbsts, die als embryologische und zytologische Beweise der Lehre von den Chromosomen als Träger der Vererbung behandelt werden. Es folgt die Betrachtung der Plastidenvererbung; als wesentlicher Unterschied der Chromosomenvererbung gegenüber gilt die rein zufällige Verteilung der Plastiden im Gegensatz zu der regelmäßigen Verteilung der Gene bei der Mitose. Der eigentlichen Plasma-vererbung wird abweichend von Conklin und Loeb eine besondere

Bedeutung bei der Übertragung von Art und Gattungscharakteren abgesprochen. Kapitel 18 behandelt die verschiedenen bekannt gewordenen Fälle nicht plastider mütterlicher Vererbung.

Im folgenden Abschnitt finden wir des Verf.s Anschauungen über die korpuskuläre Vererbungstheorie und die Natur der Gene dargelegt. Besonders bemerkenswert ist die Ableitung des Beweises der Existenz der Gene. Aus dieser Ableitung ergibt sich, daß die Spaltungsregel bis zur Annahme zweier verschiedener Keimplasmen oder gewisser Elemente in ihnen führt; die Unabhängigkeitsregel führt bis zu den Chromosomen als unabhängige Einheiten im Keimplasma; erst das Crossover mit seinen Begleiterscheinungen führt zur Feststellung selbständiger (nicht unabhängiger!) Elemente auch im Chromosom, die dann als Faktoren oder Gene bezeichnet werden.

Das Schlußkapitel beschäftigt sich mit der Mutation; die hauptsächlichsten allgemeinen Gedankengänge, die in diesem Kapitel dargelegt werden, findet man in meinem 3. Sammelreferate über neuere Oenotherenarbeiten in dieser Zeitschrift (1921, 18, 231) an der Hand der auch in Morgans Buch aus der dort behandelten Arbeit übernommenen Schemen.

Das ganze ist eine monumentale Darstellung der neusten und derzeit erfolgreichsten Vererbungstheorie.

Der Übersetzer schließt dann noch einen Anhang, in dem eine Übersicht über die Mutationen in der Gattung *Drosophila* gegeben wird und ein in *Drosophila*-Literatur und weitere zytologisch-genetische Literatur geschiedenes Literaturverzeichnis an. E. Lehmann.

### **Renner, Otto und Kupper, Walter, Artkreuzungen in der Gattung *Epilobium*.**

Ber. d. d. bot. Ges. 1921. 39, 201—206.

In zwei kurzen Mitteilungen (diese Zeitschr. 1918, 10, 497 und Ber. d. d. bot. Ges. 1919, 37, 347) hatte Ref. über Kreuzungsversuche zwischen *Epilobium*arten berichtet, welche ihn zu den beiden folgenden hauptsächlichsten Ergebnissen führten:

1. Die erhaltenen reziproken Bastarde waren sehr weitgehend verschieden.

2. In  $F_2$  der erzielten Bastarde trat, soweit die Untersuchungen damals gediehen waren, weitgehende Aufspaltung ein.

Die Verff. der vorliegenden Abhandlung haben nun seither ebenfalls Kreuzungsversuche in der Gattung *Epilobium* angestellt und bringen teils im Anschluß an meine Abhandlungen, teils auf Grund ihrer eigenen



Untersuchungen eine Reihe theoretischer Erörterungen vor, welche zugleich eine Kritik meiner Darlegungen enthalten<sup>1</sup>.

Ich hatte mich bezüglich der Deutung meiner Versuche, speziell bezüglich der Frage des Zustandekommens der reziproken Verschiedenheit der Bastarde, zunächst noch größter Zurückhaltung befleißigt. Ich habe nach dieser Richtung nur die folgenden Ausführungen gemacht: »Die Versuchsergebnisse legen die Annahme recht nahe, daß wir es auch bei den zur Kreuzung benützten *Epilobien* mit heterogamen Arten im Sinne von de Vries zu tun haben. Näheres wird sich aus den in Angriff genommenen Kreuzungen ergeben.« Ich stelle nur fest, daß aus dieser durchaus zurückhaltenden vorläufigen Äußerung bei den Verff.n der Satz wird: »Lehmann hat, fasziniert durch die heterogamen *Oenotheren*, bei denen es eigentlich reziproke Mischlinge im selben Sinn wie bei *Homozygoten* im idealen Fall gar nicht gibt, die Tragweite seiner Befunde nicht erkannt.«

Die Verff. haben sich nun im Gegensatz zu meiner zunächst zurückhaltenden Stellungnahme sehr bestimmt dahin geäußert, daß die reziproke Verschiedenheit meiner *Epilobienbastarde* nur auf Plasma-wirkung zurückgeführt werden kann.

Die Anschauung, welche die Verff. hier für die *Epilobiumbastarde* vertreten, ist ihrem Wesen nach in durchaus derselben Weise 1913 schon von Jones (*Journ. of Genetics* 2, 71) als Erklärungsmöglichkeit, nicht als einzig mögliche Erklärung für die reziproke Verschiedenheit der *Digitalisbastarde*, dargelegt worden.

<sup>1</sup> Ich hatte in meinem Aufsatz: *Oenothera fallax* Renner und die Nomenklatur der *Oenotherabastardierungen* (Ber. d. d. bot. Ges., 1920, 38, 166 ff.) dargelegt, daß es nicht angängig sei, die *O. fallax* als eine der *Velutina* durch besondere Namensgebung gegenüberzustellende Form zu bezeichnen und den Namen *fallax* gleichwertig mit *laeta* und *velutina* zu benützen, wie es Renner durch seine gesamten Darstellungen hindurch tut. Das muß, da *fallax* nichts anderes wie eine *rubivelutina* ist, zu dauernden Mißverständnissen führen. Das wird auch dadurch nicht anders, daß Renner, wie er in der hier zu besprechenden Arbeit anmerkungsweise betont, einmal ebenfalls in einer Anmerkung sagt: »Die *fallax* ist eine *rubefacta* und könnte der *albivelutina* als *rubivelutina* gegenübergestellt werden.« Ich habe ja nie bezweifelt, daß Renner seine *fallax* als *velutina* erkannt hat; ich habe das im Gegenteil ausdrücklich mit den Worten betont: »Dennoch ist *fallax* der schmalblättrige *velutina*-Typus, zu dem ihn Renner auch stets, z. T. im Gegensatz zu de Vries, rechnete.« Wenn Renner aber dann trotz dieser Erkenntnis den Namen *rubivelutina* für *fallax* nie verwendet, sondern *fallax* durchaus gleichwertig mit *biennivelutina*, *albivelutina*, *laeta* usw. gebraucht, so führt das u. a. zu den von mir beanstandeten Unklarheiten in der *Oenotherennomenklatur*, die diesen Teil der Vererbungswissenschaft zur Zeit zu einem für Nichteingeweihte völlig unverständlichen und auch für Spezialisten undurchdringlichen macht.

Jones (S. 85) sagt: »The first explanation that suggests itself is that the cytoplasm of the egg-cell has an influence on the subsequent development of the embryo. This influence may be due to hereditary determinants being carried by the cytoplasm. For example, if the cytoplasm of the egg-cell is provided with a certain kind of plastid, the seedling resulting from fertilisation of this egg-cell will contain these plastids.«

Die Verff. der vorliegenden Abhandlung stellen fest: »Nach unserer Meinung kann die Verschiedenheit der reziproken Mischlinge hier wie in den zahlreichen ähnlichen Fällen nur auf Plasmawirkung zurückgeführt werden, wobei offen bleibt, ob es sich um Wirkung des Cytoplasma oder der Plastiden oder beider Elemente handelt.«

Auch in den Einzelheiten weichen die Ausführungen der Verff. kaum von denen von Jones ab. Es heißt bei Jones: »But much more subtle determinants«, als Plastiden, Vakuolen usw., »such for example as specific enzymes, might be carried by the cytoplasm of the egg-cell. These would ensure that the course of metabolism followed would be that of the female parent: and such cytoplasm might provide an environment more favourable to the expression of the characters of its own nucleus (the female nucleus) than of those brought in by the male nucleus.« Ganz entsprechend ist nach den Verff.n bei den *Epilobium*-bastarden »das *parviflorum*-Plasma kein günstiges Substrat für die Kerne der anderen Arten usw.«

Schließlich stellt Jones das Verhalten von reziproken *Oenothera*-bastarden und *Digitalis*-bastarden einander gegenüber und kommt zu folgendem Ergebnis: »The phenomena exhibited by *Oenothera* and *Digitalis* are not necessarily, of course, of the same kind: and it is possible that the resemblance of the reciprocal crosses to the pollen parent as seen in the former is due to a difference in constitution of pollen grains and ovules, while their resemblance to the seed-parents in the latter is due to the influence of the cytoplasm of the egg-cell (either direct or indirect).«

Hier gehen die Verff. weiter; es heißt: »Eine solche de Vriessche Heterogamie ist nur möglich bei Inaktivierung je eines der beiden Komplexe in jedem Geschlecht, und die Inaktivierung muß sich wenigstens im Pollen morphologisch ausprägen . . .,« bei den *Epilobien* aber muß, wie wir schon eben hörten, Plasmawirkung die reziproken Verschiedenheiten bestimmen.

Ref. möchte zunächst seiner Meinung dahin Ausdruck verleihen, daß bei so weitgehender Übereinstimmung der Anschauungen bei den Verff.n und bei Jones ein Hinweis auf die Jonesschen Erklärungen,

die den Verff.n wohl bekannt waren — wird doch die Arbeit als Beleg der Matroklinie bei *Digitalis*-Bastarden zitiert —, angebracht gewesen wäre.

Wie dem aber auch sei, auch Ref. erscheint die Möglichkeit durchaus gegeben, die reziproken Verschiedenheiten der *Epilobium*-Bastarde wenigstens teilweise auf Plasmawirkung zurückzuführen. Insofern allerdings kann er mit den Verff.n nicht einig sein, als die Verschiedenheit der reziproken *Epilobium*-Mischlinge nur auf Plasmawirkung zurückgeführt werden kann. Es lassen sich auch bei ausgesprochener Matroklinie, die bei *Epilobium* nicht in allen Charakteren feststellbar ist, andere Erklärungen für die reziproke Verschiedenheit der *Epilobium*-Bastarde erbringen, die sehr wohl auch an Heterogamie angeschlossen werden können, auch wenn die Pollenkörner phänotypisch gleich sind; Matroklinie entscheidet noch nicht über die ausschließliche Wirkung von Plasma, ja trotz Plasmawirkung kann teilweise Patroklinie vorliegen. Es würde zu weit führen, diese Gedankengänge hier spezieller zu entwickeln; ich muß mir das für eine bald a. a. O. erscheinende ausführlichere Abhandlung vorbehalten.

Weiterhin aber ist nicht zu verkennen, daß der Annahme, das Plasma der Eiart schwäche die Merkmale der Spermaart in ihrer Ausprägung zum größten Teil in Richtung der Eiart ab, nicht außer acht zu lassende Schwierigkeiten, besonders auf dem Boden unserer heutigen mendelistischen Vorstellungen, entgegenstehen. Nicht zu übersehen ist sodann, daß mit dieser Vorstellung dem Artbegriff wieder ein geschlossener Charakter aufgedrückt wird, der ihm heute fehlt. Daß Störungen im fremden Plasma eintreten, Sterilität usw. ausgelöst wird, daß auch Plastidenmerkmale sehr wohl reziprok verschieden werden können, erscheint näherliegend und z. T. wohl außer Zweifel. Das Zutreffen der von Jones für *Digitalis* aufgestellten und von den Verff.n auf *Epilobium* übertragenen Hypothese der bestimmenden Wirkung des Plasmas auf die in sehr vielen Charakteren weitgehenden reziproken Verschiedenheiten der Bastarde bedarf zweifellos einer noch viel spezielleren Beweisführung, als der Feststellung von Matroklinie einer Anzahl von Merkmalen.

Was nun noch kurz mein zweites Ergebnis, weitgehende Aufspaltung in  $F_2$  meiner *Epilobium*-Bastarde anbetrifft, welches besonders im Vergleich mit Renners Komplextheorie bei *Oenothera* von Wichtigkeit war, so ist den Autoren offenbar, so eingehend sie sich mit meinen Arbeiten beschäftigt haben, folgender Passus meiner zweiten Abhandlung (S. 357) entgangen:

»Vergleichen wir diese Ergebnisse aber mit den für die bei *Oenothera*-Bastarden von den verschiedensten Forschern gemachten Angaben, so tritt der bemerkenswerte Unterschied hervor, daß hier im



Gegensatz zu *Oenothera* die  $F_2$  weitgehend aufspaltet. Nicht wie dort konstante, einfache oder Zwilling- bis Vierlingsbastarde treten auf, sondern weitgehend spaltende Bastarde, wie wir sie auch sonst bei Artkreuzungen so häufig beobachteten. Die Gene können also hier nicht, wie das Renner für *Oenothera* postuliert, in großen starren Komplexen zusammengehalten sein, sondern scheinen sich freier, wie bei den meisten anderen bisher bekannten Bastarden, zu bewegen.«

Wenn die Autoren diesen Passus beachtet hätten, so würden sie wohl kaum nur festgestellt haben, daß die weitgehende Pollensterilität ihrer *Epilobium*-mischlinge sie bisher verhindert habe, eine größere  $F_2$  aufzuziehen, ohne gleichzeitig zu erwähnen, daß ich in dieser Richtung glücklicher war; sie hätten sich dann wohl auch kaum entgehen lassen, ihre Entdeckung, »daß bei Artkreuzungen in der Gattung *Epilobium* typische, weitgehende Mendelspaltung auftritt, und daß von den Vererbungsanomalien der komplexheterozygotischen *Oenotheren* keine vorkommt«, nicht nur durch ihre eigenen, sondern auch durch meine früheren Erfahrungen zu stützen.

E. Lehmann.

### Beer, R., Notes on the cytology and genetics of the genus *Fuchsia*.

Journ. of Genetics. 1921. 11, 213—226.

Die außerordentlichen, in der Gattung *Oenothera* erzielten Ergebnisse lassen es immer erwünschter erscheinen, die Vererbungsverhältnisse und damit in Verbindung die zytologischen Vorgänge auch in den verwandten *Onagraceengattungen* kennen zu lernen. Auf *Epilobium* und *Godetia* folgt nun *Fuchsia*, deren zytologische und genetische Untersuchung vom Verf. in Angriff genommen wurde.

Was zunächst die Zytologie von *Fuchsia* anbetrifft, so stellte Verf. fest, daß die schon früher bekannt gewordene, in der Gattung sehr verbreitete Ausbildung von unregelmäßigen und überzähligen, z. T. sterilen Pollenkörnern auf Unregelmäßigkeiten während der Meiose zurückzuführen ist. Ganz ähnliche unregelmäßige Verteilung der Chromosomen auf der Reifungsspindel, wie sie Gates für die *Oenotheren* beobachtete, werden auch hier, ebenfalls verbunden mit teilweiser Degeneration von chromosomalem Material, gefunden: Die gebildeten Pollen sind, je nach der Anzahl der in die einzelnen Körner aufgehenden Chromosomen, sehr verschieden groß und zahlreich.

Es wird eine Übersicht über das Vorkommen regelmäßiger und unregelmäßiger Pollenbildung bei einer Anzahl von *Fuchsia*-Arten und Hybriden gegeben. Verf. schließt auf Grund seiner Befunde und in Analogie mit den Ergebnissen anderer Autoren an Arten anderer



Gattungen darauf, daß die unregelmäßige Pollenbildung bei den Fuchsien nicht ohne weiteres auf Bastardierung zurückzuführen sei: er nimmt vielmehr eine Reihe verschiedener Ursachen für diese Unregelmäßigkeiten und Sterilitätserscheinungen an.

Weiter wurde über das Verhalten von Fuchsien bei reziproken Kreuzungen berichtet. Schon 1890 hatte Lowe *Fuchsia fulgens* mit der Varietät *Semiramide* gekreuzt und gefunden, daß die Kreuzungsprodukte beider Kreuzungsrichtungen durchaus den weiblichen Eltern gleichen. Weiter fand Meehan bei Bestäubung von *Fuchsia arborescens* mit einer nicht näher benannten Gartenvarietät vollkommene Übereinstimmung der Bastarde mit der zur Kreuzung verwandten Mutter. Verf. selbst hat sodann *Fuchsia fulgens* und *virgata* in beiden Richtungen gekreuzt: *fulgens*  $\times$  *virgata* ergab ihm Kreuzungsprodukte, welche dem weiblichen Elter durchaus gleichen, ohne jede Spur der Merkmale der *virgata*; die reziproke Kreuzung war im Gegensatz dazu intermediär zwischen den Eltern, teilweise mehr zur Mutter, teilweise zum Vater neigend. Das Produkt aus der Bestäubung von *fulgens* mit der Gartenform *Ballet-Girl* zeigte keine Spur der Merkmale des Vaters, desgleichen eine Kreuzung, welche der Superintendent der Gärten des John Innes Horticultural Institution Allard zwischen *F. corymbiflora* und „*Ballet-Girl*“ ausführte.

Verf. erörtert kurz die verschiedenen Erklärungsmöglichkeiten dieser als „faux hybrides“ aufgefaßten Kreuzungsprodukte, ohne aber zu bestimmten Ergebnissen zu gelangen.

Entgangen ist Verf. offenbar, daß schon Graf zu Solms-Laubach 1891 (vgl. Bot. Zeitg. 1907, S. 60) reziproke Kreuzungen zwischen *Fuchsia cordifolia* und *splendens* angestellt hat. Er fand dabei, ganz übereinstimmend mit seiner Erdbeerkreuzung *Fragaria virginiana*  $\times$  *elation*, unter 26 Kreuzungsprodukten >25 dem Vater, der *F. splendens*, so absolut ähnlich, daß er (ich) sie nicht zu unterscheiden vermochte. Nur die 26. Pflanze nahm eine absolute Mittelstellung ein. In der reziproken Kreuzung erwiesen sich die Bastarde teils vater-, teils mutter-ähnlich, teils intermediär.

Zweifellos werden eingehende histologische Untersuchungen einzusetzen haben, um diese höchst interessanten Verhältnisse in der Gattung *Fuchsia* zu klären. Vergleichen wir diese verschiedenartigen Resultate mit den in der Gattung *Epilobium* erzielten, so werden sie uns dazu führen, vorsichtig mit der einfachen Verwertung der Idee des Plasmaeinflusses auf die reziproke Verschiedenheit der Bastarde zu sein.

Einige weitere Einzelheiten über Vererbungsverhältnisse von gefüllten Fuchsien, variegaten Rassen usw. vgl. im Original. E. Lehmann.

## Haase-Besell, G., Digitalisstudien II.

Zeitschr. f. indukt. Abstammgs.- u. Vererb.-Lehre. 1921. 27, 1—26.

Die Hauptaufgabe, die sich die Verf.f.n in der vorliegenden Arbeit gestellt hat, besteht in der zytologischen Untersuchung einer Anzahl von Digitalisbastarden; vorausgeschickt wird eine kurze Darstellung der phänotypischen Ergebnisse der Kreuzungen.

Schon in einer früheren Arbeit (ebenda 1916) hatte die Verf.n die Kreuzung *D. purpurea*  $\times$  *lutea* und reziprok hergestellt; in der vorliegenden Abhandlung werden die Verbindungen: *purpurea*  $\times$  *ambigua* (*grandiflora*), *lutea*  $\times$  *micrantha*, *lanata*  $\times$  *micrantha*, *lanata*  $\times$  *lutea*, *lutea*  $\times$  *lanata*, *lanata*  $\times$  *ambigua* und *purpurea* (weiß mit gelben Punkten)  $\times$  *lanata* behandelt.

Der phänotypisch bedeutsamste Befund besteht in der Feststellung, daß neben echten Bastarden, welche die Merkmale beider Eltern verbinden, falsche Bastarde auftreten, welche ganz oder fast ganz den mütterlichen Eltern gleichen. Soweit mir die Literatur bekannt ist, haben frühere Autoren bei ihren Digitaliskreuzungen hierüber nichts mitgeteilt. Im übrigen sind die phänotypischen Angaben recht pragmatisch; die reziproke Verschiedenheit, welche sonst gerade für diese Bastarde mit besonderem Nachdruck betont wird, tritt in den Ausführungen der Verf.f.n ganz zurück. Schmerzlich vermißt man auch fast jede Beziehung auf die Kreuzungsergebnisse der Vorgänger; trotzdem der Bastard *purpurea*  $\times$  *ambigua* (*grandiflora*) eingehend behandelt wird, scheint die Verf.f.n die wichtige Arbeit von Nelson-Jones, welche diesem Bastard ausschließlich gewidmet ist, nicht zu kennen.

Was nun die Untersuchungen der chromosomalen Verhältnisse anbetrifft, so hatte Verf.f.n schon 1916 mitgeteilt, daß *lutea* haploid 24, *purpurea* 12 Chromosomen besitzt. Die neu hinzugekommenen, auf ihre Chromosomenzahl untersuchten Arten schließen sich in dieser Hinsicht *purpurea* an. Schon Bally (Zeitschr. f. indukt. Abstammgs.- u. Vererb.-Lehre, 1919, 20, 200) hatte betont, daß die Technik der Verf.f.n, zum mindesten wohl die der Wiedergabe, nicht auf einer besonderen Höhe steht, so daß die Beurteilung der Ergebnisse nicht immer leicht, manchmal unmöglich ist.

Bei der Reduktionsteilung wurden für die echten Bastarde weitgehende Unregelmäßigkeiten und Degenerationserscheinungen beobachtet. Die Synapsis wurde in allen untersuchten Fällen noch normal durchlaufen; dagegen wurden teilweise recht erhebliche Störungen von der Diakinese ab bemerkbar. So kommt es im weiblichen wie männlichen Geschlecht im Bastard *purpurea*  $\times$  *lutea* überhaupt nicht zur Konjugation der Chromosomen, bei *lanata*  $\times$  *micrantha* und reziprok, ebenso wie

bei *purpurea*  $\times$  *ambigua* konjugieren nur einzelne Chromosomen. Auffallend dagegen sind die sehr regelmäßigen 30 Chromosomenpaare in der Diakinese von *lutea*  $\times$  *micrantha*.

Die Verteilung der Chromosomen auf der stets multipolar bleibenden Reduktionsspindel ist im Bastard *purpurea*  $\times$  *lutea* durchaus unregelmäßig; die nach den Polen gelangenden Chromosomen werden in größerer oder geringerer Anzahl zu Kernen zusammengeschlossen und bilden dann im männlichen Geschlecht sehr verschieden große Pollenkörner, während im weiblichen Geschlecht keine Zellteilung der Reduktionsteilung des Kernes folgt.

Bei den übrigen Bastarden ist die Verteilung etwas regelmäßiger und die eigentliche Degeneration setzt, im männlichen Geschlecht erkennbar, erst nach Bildung der Pollenkörner ein.

Auf die ziemlich eingehenden theoretischen Auseinandersetzungen der Verf.n können wir hier nicht näher zu sprechen kommen. Erwähnt sei nur kurz, daß sie die Frage der Entstehung der falschen Bastarde kurz anschnidet, daß sie eine physikalisch-enzymatische Erklärung für die unregelmäßige Verteilung der Chromosomen sucht und daß die Genome (Winkler) bei *Digitalis* wegen der regelmäßigen 30 Konjugationspaare in der Kreuzung *lutea*  $\times$  *micrantha* 12 chromosomig sein sollen.

E. Lehmann.

Åkerman, Å., Speltlike Bud-Sports in common Wheat.

Hereditas. 1920. 1, 116—127.

Blakeslee, A. F., A dwarf mutation in *Portulaca*. showing vegetative reversions.

Genetics. 1920. 5, 419—433.

Der Verf. der ersten hier besprochenen Arbeit findet unter den von Nilsson-Ehle untersuchten und als speltoid-Mutationen bezeichneten speltaähnlichen Formen von *Triticum vulgare* eigenartige Typen, welche teils auf der einen Seite der Ähre normal, auf der anderen speltoidartig, teils auch sektorenweis speltoidartig sind. Die Nachkommenschaft ist sowohl in der speltoidartigen, wie in der normalen Komponente normal. Verf. schließt daraus auf Chimärennatur, derart, daß nur die äußerste Schicht der speltoidartigen Komponente speltoid-Charakter aufweist, während die darunter befindlichen Zellschichten normalen Charakter zeigen. In einem Falle, wo Aufspaltung der speltoidartigen Komponente gefunden wird, wird auf das Vorhandensein von zwei äußeren, speltoidartigen Zellschichten geschlossen. Anatomische Untersuchungen zur Stützung der Theorie werden nicht angestellt.

Der Verf. der zweiten hier behandelten Arbeit findet eine »Zwerg-

mutante« von *Portulaca grandiflora*. Über die näheren Umstände der Herkunft dieser Form wird nichts berichtet; bei Selbstbefruchtung erweist sie sich konstant, bei Kreuzung mit der normalen Form ergibt sie monohybride Spaltung.

Von besonderem Interesse ist, daß die Zwergform hier und da Rückschlagäste nach der normalen Form erbringt, welche sich bei Selbstbestäubung als Heterozygoten zwischen normaler und Zwergform erweisen, während die an der gleichen Pflanze vorhandenen Zwergzweige konstant Zwergcharakter darbieten. Die Rückschlagäste traten an 1,77 % der Individuen der Kultur des Verf.s auf.

Verf. denkt sich eine vegetative Mutation in der einen Hälfte des Gensatzes auftretend, wodurch dann der heterozygote Rückschlag zustande kommt. Über die weiteren theoretischen Vorstellungen, auch bezüglich der Häufigkeit des Auftretens der ursprünglichen Mutante wie der Rückschläge vgl. das Original.

E. Lehmann.

### Kappert, H., Untersuchungen über den Merkmalskomplex glatte-runzlige Samenoberfläche bei der Erbse.

Zeitschr. f. indukt. Abstammgs.- u. Vererb.-Lehre. 1920. 24, 185—210.

Über den Merkmalskomplex, welcher in der klassischen Kreuzung Mendels, glatte Erbsen  $\times$  runzlige Erbsen vorliegt, sind von Gregory, Darbishire und dem Autor der vorliegenden Arbeit eingehende Untersuchungen angestellt worden. Darbishire hat gezeigt, daß neben dem Merkmalspaare glatt-runzlig in dieser Kreuzung noch andere Merkmalspaare auftreten. Nach ihm werden die beiden Erbsensorten unterschieden durch:

1. das Aussehen der Samen, ob glatt oder runzlig,
2. die Absorptionskapazität für Wasser beim Aufquellen, die hoch oder geringer ist,
3. die Gestalt der Stärkekörner, ob länglich oder rund,
4. die Natur der Stärke, ob einfach oder zusammengesetzt.

Darbishire vertrat die Anschauung, daß diese vier Merkmalspaare unabhängig voneinander vererbt werden, ohne dafür allerdings experimentelle Grundlagen beibringen zu können. Im Gegensatz dazu konnte Kappert durch eingehende Untersuchungen in seiner letzten Abhandlung (vgl. Ref. in dieser Zeitschr., 1915, 7, 585) zeigen, daß jedenfalls die Beschaffenheit der Samenoberfläche, die Absorptionskapazität der Samen im Wasser beim Aufquellen und die Natur der Stärkekörner nicht getrennt vererben, sondern auf einen Faktor zurückgehen müssen. Die Unterschiede der Natur der Stärkekörner bestehen nach ihm allerdings nicht in der Alternative einfach oder zusammengesetzt, sondern stark



gespalten und nicht oder schwach gespalten. Die letzteren lassen sich unter der Einwirkung von Diastase und Ptyalin ohne Bildung neuer Spalten lösen, während die ersteren bei der Einwirkung von Diastase zerbröckeln. Die Zerbröckelung geht im reifenden Samen durch einen Auflösungsprozeß vor sich. Die runzligen Samen sind wasserreicher und enthalten, wenn auch wenig mehr Zucker als die glatten.

Es gewährt nun die Annahme, daß diese Merkmale gemeinsam vererben und auf einen Faktor zurückgehen, dem Verständnis keine Schwierigkeit (vgl. das oben erwähnte Referat).

Schwieriger liegt die Sache bei den Beziehungen zwischen den genannten Merkmalen und der Gestalt der Stärke. In seiner ersten Abhandlung neigte Verf. zu der Annahme, daß keine so enge Verbindung zwischen dieser und den übrigen Merkmalen als zwischen jenen unter sich bestände. In der vorliegenden Arbeit wird dieser Frage besondere Aufmerksamkeit zugewandt. Zunächst werden durch äußerst eingehende Messungen und Berechnungen die Längenbreitenindizes der Stärkekörner der beiden zur Untersuchung herangezogenen Erbsensorten (Goldkönig — runzlig; Mammüt — glatt) festgestellt. Der Bastard zwischen beiden zeigt Stärkekörner mit annähernd intermediärem Längenbreitenindex. In den Nachkommenschaftsgenerationen treten Oberflächenbeschaffenheit und Gestalt der Stärke immer gemeinsam auf; Verf. schließt daraus auf gemeinsame Vererbung, auch der Stärkegestalt und der übrigen drei Merkmale.

Verf. versucht nun aber weiterhin verständlich zu machen, daß das Merkmal der Stärkegestalt auf dem gleichen Faktor wie das Merkmal der runzligen Samenoberfläche beruht. Er greift zu diesem Zwecke zurück auf die Erfahrung der Mineralogen, welche finden, daß kristallisierende Verbindungen bei Zusatz gewisser gelöster Stoffe zur Mutterlauge ihren Kristallhabitus verändern, also beispielsweise Kochsalz entweder als Würfel, Oktaeder oder Kuboktaeder kristallisiert, je nach Zusatz bestimmter Konzentrationen von Formamid oder Harnstoff. Ganz entsprechend soll sich auch die verschiedene Gestaltung der Stärkekörner bilden. »Machen wir die an und für sich sehr wahrscheinliche Annahme, daß schon in den Zellen des jungen Markerbseembryos andere chemische Verbindungen oder doch andere Konzentrationen derselben Verbindungen, speziell niederer oder höherer Zucker vorhanden sind, als in den glattsamigen Erbsen, so hat der Gedanke, daß infolge der in den beiden Erbsensorten herrschenden verschiedenen chemischen Verhältnisse einmal die Bildungsbedingungen für mehr rundliche, das andere Mal für mehr längliche Stärkekörner gegeben wären, durchaus nichts Befremdendes mehr . . . Wir hätten unter diesen Umständen also bei den glatten und runzligen Erbsen nur einen grundlegenden

Unterschied, das wäre die erbliche, nach dem Monohybridenschema spaltende Grundeigenschaft der chemischen Konstitution des Samens.«

Dieser schöne Gedanke findet allerdings, wie Verf. nach seiner anmerkungsweise gegebenen Auseinandersetzung wohl selbst empfindet, recht erhebliche Schwierigkeiten bei der Anwendung. Die Annahme, daß in den Erbsenzellen, in denen die Stärkebildung vor sich geht, gegebene Mutterlaugen verschiedener Zusammensetzungen, wie bei den Kochsalzlösungen, vorliegen, braucht ja ohne weiteres mit dem Abbau der Stärke, der Spaltenbildung und der damit im Zusammenhange stehenden Absorptionskapazität und Runzligkeit der Samen nichts zu tun zu haben. Warum die Leukoplasten der beiden Erbsensorten verschiedene Stärkesorten ausbilden, die dann auch verschieden leicht abgebaut werden können und verschiedene chemische und physikalische Eigenschaften (Konstanten) haben, können wir doch nicht direkt mit dem mineralogischen Beispiel in Beziehung setzen. Das erweist auch der folgende Satz des Verf.s (S. 207, Anm.): »Es würde in unserem Falle der Faktor für glatte Samenoberfläche nicht bloß eine besondere chemische Konstitution der Zelle hervorrufen, aus der dann gewissermaßen die anderen Eigenschaften von selbst sich entwickelten, sondern er würde in dem Ablauf der Reaktionskette dauernd eingreifen, indem er beispielsweise zunächst die Mengenverhältnisse Zucker:Dextrin: Amylose regulierte, vielleicht auch chemische Verschiedenheiten der Stärke selbst hervorriefe, daraus indirekt die Gestalt beeinflufte, dann das Intaktbleiben der Stärkekörner hervorriefe, während sein Partner in der Markerbse in allen diesen sich anders verhielte.« Wenn wir chemische Verschiedenheit der Stärke annehmen, wird die mineralogische Beziehung — in beiden Mutterlaugen hat das Kochsalz chemisch und physikalisch die gleichen Konstanten — sicher hinfällig. E. Lehmann.

**La Rue, C. D., and Bartlett, H. H.,** Matroclinic inheritance in mutation crosses of *Oenothera Reynoldsii*.

Amer. Journ. of Bot. 1917. 4, 119—144.

**Cobb, F., and Bartlett, H. H.,** On Mendelian inheritance in crosses between mass-mutating and non mass-mutating strains on *Oenothera pratincola*.

Journ. of the Washington Acad. of Scienc. 1919. 9, 462—483.

—, A case of mendelian inheritance complicated by heterogametism and mutation in *Oenothera pratincola*.

Genetics. 1921. 6, 1—42.

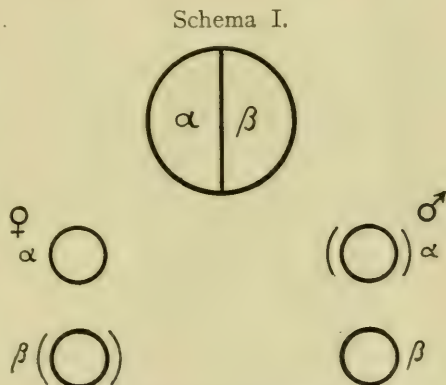
Bei Abfassung meiner Sammelreferate über *Oenothera* war mir leider die oben zuerst genannte Arbeit nicht zugänglich gewesen. Sie

hat aber zweifellos für die Klärung des *Oenothera*-problems ihre besondere Bedeutung und muß deshalb hier noch nachträglich besprochen werden, um so mehr noch, als sich an sie die beiden anderen oben genannten Arbeiten anschließen, welche auch ihrerseits bedeutsame Fortschritte erbracht haben.

*O. Reynoldsii*, die Versuchspflanze der ersten Arbeit, ist die Art aus der Verwandtschaft der *O. biennis*, an welcher Bartlett zuerst das Phänomen der Massenmutation feststellte. Aus ihr gehen drei zwergige Mutanten hervor, von denen Bartlett die beiden ersten in Anlehnung an die Vriessche Zwergreife aus der Kreuzung *nanella*  $\times$  *biennis* als *semialta* und *debilis* bezeichnete, die dritte aber wegen ihrer sehr langen Frucht *bilonga* nannte. *Semialta* und *debilis* sollen sukzessive Reduktionsstufen darstellen, während *bilonga*, vor allem durch die langen Früchte, einen Fortschritt der Entwicklung diesen beiden und *typica* gegenüber bedeuten sollen.

Die Kreuzungsergebnisse führen zu folgender Erklärung. *O. Reynoldsii* ist heterogam, oder schwach halbheterogam. Die beiden Gametensorten werden als  $\alpha$ - und  $\beta$ -Gameten bezeichnet;  $\alpha$ -Gameten sind gewöhnlich weiblich,  $\beta$ -Gameten männlich. Die Mutationen bestehen in Veränderung der  $\alpha$ -Gameten und führen durch Verbindung mit den nie mutierenden  $\beta$ -Gameten zu den Mutanten. *Semialta* und *debilis* sind ebenfalls heterogam, *bilonga* aber isogam, führt also in männlichen wie weiblichen Gameten die Faktoren oder Faktorengruppen  $\alpha$  und  $\beta$ .

Wir können dafür das nebenstehende Schema für *O. Reynoldsii* erbringen.



Konstitution von *O. Reynoldsii*.

Schon 1915 (*Bot. Gazette*) hatte sodann Bartlett für *O. pratensis* ebenfalls auf Heterogamie geschlossen; er hatte innerhalb dieser Art eine Reihe phänotypisch gleicher Stämme, die er als *Lexington A, B, C* usw. bezeichnete, festgestellt und gefunden, daß der Stamm *E* sich durch Massenmutabilität auszeichnete. Er brachte vier Mutanten mit zurückgekrümmten Blättern hervor, die als *albicans*, *formosa*, *revoluta*, *setacea* bezeichnet wurden; die übrigen Stämme ergaben

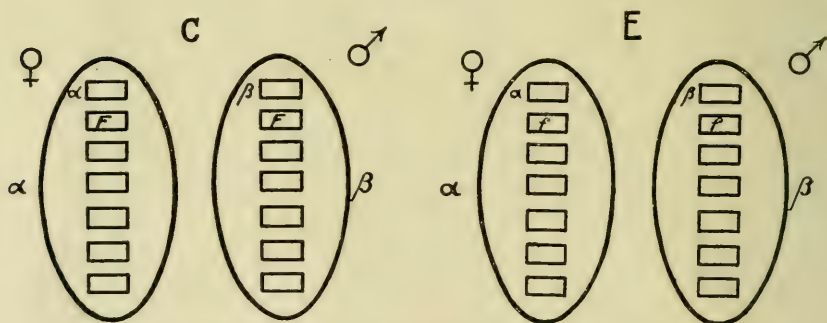
im Gegensatz dazu die Mutante nummularia, welche dem Stamm E fehlte.

Durch zahlreiche Kreuzungen haben die beiden Autoren nun die Konstitutionsverhältnisse von pratincola, einiger Mutanten und die Vorgänge der Massenmutabilität weiter aufzuhellen versucht.

Auch für pratincola wird der Faktor  $\alpha$  nur im weiblichen Geschlecht, der Faktor  $\beta$  im männlichen Geschlecht angenommen. Dazu kommt aber noch ein Faktor für Flachblättrigkeit (F) hinzu, in dessen Anwesenheit die Mutationen in Formen mit zurückgeschlagenen Blättern nicht zustande kommen können. F spaltet unabhängig von den beiden Faktoren oder Faktorengruppen  $\alpha$  und  $\beta$ . Der Faktor F ist im Stamm E nicht vorhanden, findet sich aber in allen anderen Stämmen. Nummularia ist im Gegensatz zu den anderen Mutanten in ihrem Auftreten an das Vorhandensein von F gebunden. Auch bei pratincola kommt Mutation nur in den weiblichen Gameten vor.

Die faktoriellen Verhältnisse sind ins Chromosomale übertragen die folgenden.

Schema II.



Chromosomal-faktorielles Gametenschema von *O. pratincola*.

Mut. formosa ist dann  $\alpha\beta ff$ .

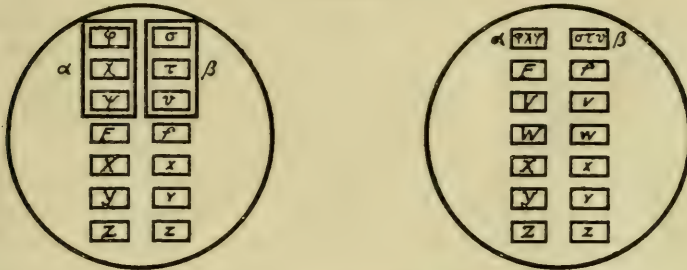
Der ganze Vorgang wird in folgender Weise beschrieben: »The characteristic portion of each kind of gamets consists of a group of chromosomes that remain in association at meiosis. It is possible that the characteristic portion may consist of one chromosome only. — The  $\alpha$ -gametes, and probably the  $\beta$ -gametes also, carry factors in the characteristic portion that are non duplicated in the homologous portion of the complementary gamete. — Aside from the chromosomes that determine  $\alpha$ - and  $\beta$ -gametes the chromosomes of Oeno-



thera are freely segregating, and carry factors for Mendelian characters.«

Schematisch sähe das aus wie folgt:

Schema III.



Faktorielle Verhältnisse bei *O. pratensis*. a bei Chromosomenkoppelung; b bei Faktorenkoppelung.

Hier werden also im Prinzip völlig die gleichen Vererbungsvorgänge, wie sie Renner an anderen Arten zu klären versuchte, durchaus befriedigenderweise, aber ohne die verwirrende Identifikation von Komplex und Gamete, geklärt. Die Möglichkeit einer gemeinsamen Verteilung einiger Chromosomen in der Meiose wird offen gelassen, aber auch auf die — wohl wahrscheinlichere — Verbindung der charakteristischen Faktoren innerhalb eines Chromosomes hingewiesen.

Amerikanische und europäische Untersuchungen sind offenbar durchaus ohne Kenntnis voneinander ausgeführt worden. E. Lehmann.

## Oehlkers, F., Vererbungsversuche an *Oenothera* I.

Zeitschr. f. indukt. Abstammgs.- u. Vererb.-Lehre. 1921. 26, 1—31.

Ziel der vorliegenden Abhandlung ist die strukturelle Klärung der *O. Cockerelli* und ihrer Kreuzungen. Wie schon Renner 1919 (Sitzgsber. d. Münchener Ges. f. Morphologie u. Physiologie) mitgeteilt hatte, ist *O. Cockerelli*, im Gegensatz zu der von de Vries vertretenen Anschauung, nicht isogam, sondern heterogam-heterozygotisch. Die Merkmale stark gedrehte breite Blätter, hoher grüner Stengel ohne Tupfen, sehr lange grüne Kelchröhre, grüne, vielfach kuppelförmig zusammenhaftende Kelchblätter, keilförmige Kronblätter und grüne Früchte werden durch die männlichen, elongans genannten Keimzellen, schmale, kaum gedrehte Blätter, halbhoher rotüberlaufener Stengel, rotgefärbte Haarbasen, kurze grüne Kelchröhre, grüne, vielfach kuppelförmig zusammenhaftende Kelchblätter, kurze, keilförmige Kronblätter

und grüne, an der Basis hin und wieder leicht rotgefärbte Früchte werden durch die weiblichen, curtans genannten Keimzellen übertragen<sup>1</sup>.

Verf. führt nun eine Reihe von Kreuzungen zwischen Cockerelli einerseits und suaveolens, biennis, Lamarckiana, muricata, Hookeri und strigosa andererseits auf das Rennersche Komplexschema zurück. Von der  $F_2$  ab kommt es aber vielfach zu weitgehender Aufspaltung und zu Neukombinationen nach sehr verschiedenen Richtungen, wobei offenbar durch lebensunfähige Kombinationen in den leeren Pollenkörnern, in tauben Samen und während der vegetativen Entwicklung zahlreiche Ausfälle auftreten, welche die Spaltungsverhältnisse derzeit noch unübersehbar erscheinen lassen. An einfache komplexheterozygotische Aufspaltung im ursprünglichen Rennerschen Sinne kann bei diesen Daten nicht mehr gedacht werden. Der Zusammenhang zwischen leeren Pollenkörnern und Spaltungserscheinungen wird im einzelnen zu erweisen gesucht.

E. Lehmann.

**Morstatt, H.**, Bibliographie der Pflanzenschutzliteratur.

Die Jahre 1914—1919.

Berlin. 1921. 463 S.

—, Bibliographie der Pflanzenschutzliteratur. Das Jahr 1920.

Berlin. 1921. 71 S.

Über das Gesamtgebiet des Pflanzenschutzes könnte man sich bis zum Jahre 1913 im Hollrungschen »Jahresbericht über das Gebiet der Pflanzenkrankheiten« orientieren. Da dieser nun aber seit 1913 sein Erscheinen eingestellt hat, beabsichtigt die Biologische Reichsanstalt in Dahlem in ihrer Bibliothek die gesamte Pflanzenschutzliteratur zusammenzustellen und jährlich erscheinen zu lassen. Der Band 1914 bis 1919 vermittelt den Anschluß an den Hollrungschen Jahresbericht. Vom Jahr 1920 ab wird nun die Literatur regelmäßig in Jahresheften, und zwar so rechtzeitig erscheinen, daß jeder, der auf diesem Gebiete arbeiten will, eine vollkommene Übersicht über die bis jetzt vorliegenden Arbeiten erhalten kann.

K. Müller.

**Will, H.**, Die Grenztemperaturen für die Vermehrungs- und Lebensfähigkeit der Saccharomyceten und die bei diesen auftretenden Zellformen und Zellgrößen als diagnostisches Merkmal.

Centralbl. f. Bakt. Abt. II. 1922. 55, 465—480.

Will berichtet über Versuche, die er im Anschluß an Hansens 1908 veröffentlichte Arbeit (Nouvelles études sur des levures de brasserie

<sup>1</sup>) Renner hatte in seiner Arbeit das Merkmal der Blattdrehung »durch ein Versehen bei der Niederschrift« gerade für die umgekehrten Keimzellen angegeben.

à fermentation basse. Compt. rend. de trav. du Laborat. de Carlsberg. T. 7. S. 179 ff.) seinerzeit zur Prüfung der Frage angestellt hat, ob das Verhalten bei der oberen und unteren Grenztemperatur, wie bei den beiden Carlsberger, später als *Saccharomyces Carlsbergensis* und *Monacensis* Hansen bezeichneten Unterhefen, so auch für die von Will so vielfach studierten, vorläufig als Stamm 2, 6, 7 und 93 bezeichneten, im Brauereibetrieb bewährten Unterhefen charakteristische Unterscheidungsmerkmale liefere. Die sehr sorgfältig angestellten Untersuchungen, auf deren Einzelheiten hier nicht eingegangen werden kann, ergaben in der Tat, übereinstimmend mit den Ergebnissen von Hansens Untersuchungen, daß sowohl die oberen, wie die unteren Grenztemperaturen für die Vermehrungs- und die Lebensfähigkeit der 4 Hefen und die bei ihnen auftretenden Zellformen und Zellgrößen brauchbare diagnostische Merkmale liefern. Die schärfsten Unterschiede liefert das Verhalten bei den niederen Temperaturen.

Hoffentlich verwirklicht der Verf. bald die in Aussicht gestellte genaue Beschreibung und wissenschaftliche Benennung seiner so sorgfältig studierten Unterhefen. Behrens.

### Blumer, S., Beiträge zur Spezialisierung der Erysiphe horridula Lév. auf Boraginaceen.

Centralbl. f. Bakt. Abt. II. 1922. 55, 480—506. Mit 5 Fig. im Text.

Die Arbeit, gleich vielen ähnlichen Inhalts aus dem botanischen Institut der Universität Bern hervorgegangen, beschäftigt sich mit dem von Salmon in seiner Monographie der Erysipheiden unter der Sammelpezies *Erysiphe cichoriacearum* DC mitbegriffenen gewöhnlichen Meltau der Boragineen, der wegen des häufigen (bei der typischen *E. cichoriacearum* der Kompositen seltenen) Vorkommens dreisporiger Asci in den Perithezien, wegen der von Neger bereits beschriebenen, von der des Kompositen-Meltaus abweichenden Art der Keimung (Form des Keimlings), wegen der von Neger bereits festgestellten Nichtübertragbarkeit auf Kompositen und wegen der in der Arbeit aufgezeigten, im Verhältnis zum Kompositen-Meltau schwächeren Spezialisierung als besondere Art *Erys. horridula* Lév. abgetrennt wird.

Auf Grund der Infektionsversuche (ausschließlich mit Conidien) werden in der Art vier Formen (biologische Arten) unterschieden:

1. f. spec. *Symphyti* auf *Symphytum*-Arten als ihrem Hauptwirt und mit den Nebenwirten *Echinopspermum lappula*, *Cerinth major* und *alpina*, *Lycopsis arvensis* und *Anchusa italica*;

2. f. spec. *Echii-Myosotidis* (Hauptwirte: *Echium* und *Myosotis*; Nebenwirte: *Borago officinalis*, *Omphalodes linifolia*, *Cerinth major* und *alpina*);



3. f. spec. *Pulmonariae* (Hauptwirte: *Pulmonaria*-Arten; Nebenwirte: *Cerithe major*, *Symphytum officinale*);

4. f. spec. *Asperuginis* (Hauptwirt: *Asperugo pucumbens*; Nebenwirt: *Cerithe major*).

Wie schon aus diesen Ergebnissen hervorgeht, die durch künftige Untersuchungen zu ergänzen sind, ist die Spezialisierung der verschiedenen Formen schon insofern unscharf und labil, als sie, wenigstens zum Teil, dieselben Nebenwirte haben. *Cerithe major* ist als solcher allen gemeinsam und erwies sich bei den Versuchen als »bridging species« für den Übergang der f. *Symphyti* auf *Echium*. Die Inkubationszeit (zwischen Infektion und erstem Erscheinen der Konidienrasen) dauerte bei den Hauptwirten 6—8 Tage, bei den Nebenwirten länger (bis zu 7 Wochen).

Da in den Versuchen verschiedene Boragineen von keinem der geprüften Oidien befallen wurden, werden sie als Wirte besonderer biologischer Meltau-Arten betrachtet. Es wird unterschieden die f. sp. *Cynoglossi* auf *Cynoglossum*-Arten, die f. sp. *Anchusae* auf *Anchusa officinalis* und die f. sp. *Cerithes minoris* auf *Cerithe minor*, bei der Neger auch die Keimung etwas verschieden von der der übrigen Boragineenoidien fand.

Nach der Form und Größe der Konidien konnten drei »Rassen« unterschieden werden, von denen die erste (Rasse a) mit im Mittel 30—35  $\mu$  langen Konidien (trocken gemessen) die spezialisierten Formen *Symphyti*, *Pulmonariae* und *Cerithes minoris*, die Rasse b mit im Mittel 28—30  $\mu$  langen Konidien die Formen *Asperuginis* und *Cynoglossi* und die Rasse c mit 25—28  $\mu$  langen Konidien die Form *Echii-Myosotidis* umfaßt. Ein Einfluß des Wirtes auf die Größe der Konidien ließ sich nicht sicher nachweisen.

Behrens.

## Boas, F., und Merckenschlager, F., Versuche über die Anwendung kolloidchemischer Methoden in der Pflanzenpathologie.

Centrabl. f. Bakt. Abt. II. 1922. 55, 508—515. Mit 3 Figuren im Text.

Die Verff. glauben, die Kalk- und Magnesiaempfindlichkeit der Lupine auf die hochgradige Empfindlichkeit des Lupineneiweißes gegenüber Kalzium- und Magnesiumionen zurückführen zu können, indem die Proteinstoffe in Extrakten von Lupinenkeimlingen durch zweiwertige Kationen (in Form von  $\text{CaCl}_2$  und  $\text{MgCl}_2$ ) sofort ausgeflockt werden, während sie gegenüber einwertigen Kationen (KCl) weit langsamer reagieren. Sie glauben daher, »die vernichtende Wirkung der Kationen



der Erdalkalien auf die Lupine lasse sich im Reagenzglas überzeugend vordemonstrieren\*. Sie übersehen meiner Ansicht nach einmal, daß die Eiweißstoffe der Samen (und jungen Keimlinge) größtenteils Reserve-eiweiß und sicherlich keineswegs identisch mit den Eiweißstoffen des Protoplasmas ist, und daß es ferner bei der Verteilung der verschiedenen Stoffe auf die verschiedenen Zellen und Organe der Zellen keineswegs sicher oder auch nur wahrscheinlich ist, daß solche Reaktionen auch im lebenden Plasma stattfinden. Soweit Ref. unterrichtet ist, zeichnen sich Lupinen auch keineswegs durch geringeren Gehalt an Kalk- und Magnesiumsalzen vor anderen, auch vor kalkvertragenden Pflanzen aus. Die weiteren Versuche über die Beeinflussung des Viskositätsgrades von Extrakten aus Samen von *Lupinus luteus* und *Pisum sativum* durch Salze (Na-, Mg-, Ca-Chloride) sind dadurch bezüglich ihrer Vergleichbarkeit beeinträchtigt, daß die Extrakte nicht gleichen Eiweißgehalt besaßen, sondern aus gleichen Gewichtsteilen der beiden Samen hergestellt waren. Daß der Erdalkalisalzzusatz die Viskosität des Lupinenextraktes weit stärker veränderte als die des Erbsenauszugs, ist unter diesen Umständen schon als Folge des höheren Eiweißgehaltes jenes Auszuges verständlich. Hinsichtlich der Verwertung dieser Versuche zur Erklärung der Kalk-feindlichkeit der Lupine gelten natürlich ebenfalls die oben bereits erhobenen Bedenken.

Behrens.

### **Pinkhof,** Een nieuwe methode voor het registreeren van de veranderingen in den openingstoestand der huidmondjes.

Kon. Akad. van Wetenschappen te Amsterdam. 1920. 18 S. 5 Textfig.

Das Prinzip der Darwin-Pertzschen Porometermethode ist schon dreimal benutzt worden, um eine Selbstregistrierung des Öffnungszustandes der Stomata zu erzielen. (Balls 1912, Jones 1914, Laidlaw und Knight 1916.) Die betreffenden Apparate führen aber leicht zu folgenden Gefahren: ein zu großer Druckunterschied der Luft im Blatt und in der Porometerglocke bringt die Pflanze unter abnorme Verhältnisse; ebenso das kontinuierliche Durchsaugen von Luft durch das Blatt; zudem sind die Apparate oft so kompliziert, daß sie in sich selbst viele Quellen für Irrtümer bergen. Der Verf. der vorliegenden Mitteilung hat nun im botanischen Institut zu Amsterdam ein registrierendes Porometer ausgedacht und ausführen lassen, das alle diese Fehler vermeiden soll. Sein Prinzip ist folgendes:

Eine Wasserstrahlpumpe saugt die Luft aus der Porometerglocke, bis etwa ein Unterdruck von 5 cm Wasser gegenüber dem herrschenden Luftdruck hergestellt ist. Ein mit der Glocke verbundenes Manometer führt einen Schwimmer, der nach Erreichung dieses Zustandes einen

elektrischen Strom schließt, wodurch dann die Einwirkung der Luftpumpe auf die Porometerglocke elektromagnetisch abgestellt wird. Nun kann Luft aus dem Blatt in die Porometerglocke einströmen, so lange, bis der Druckunterschied auf 1 cm Wasser gesunken ist. Sodann wird wieder die Saugung der Pumpe eingeschaltet u. s. f. Die Dauer des Druckausgleiches von 5 auf 1 cm Wasser wird nun bestimmt und sie dient als Maß für den Öffnungszustand der Spalten. Ein komplizierter Apparat, der im Referat nicht angedeutet werden kann, sorgt dafür, daß während dieser ganzen Zeit eine Schreibfeder einen Strich auf einer Registriertrommel macht und daß diese Feder während des Saugens der Luftpumpe automatisch auf den Nullpunkt zurückkehrt. In den beigegebenen Diagrammen zeigt nun die Änderung der Länge der so erhaltenen Striche sehr anschaulich die Tätigkeit der Stomata an. Um das Blatt vor dauernder Luftdurchströmung zu schützen, wird noch eine Ruheperiode von 20 Minuten Dauer eingeschaltet.

Wie man sieht, genügt ein außerordentlicher kleiner Druckunterschied und dieser kann beliebig vergrößert oder verkleinert werden. Der Apparat scheint der Beschreibung nach sehr zuverlässig zu arbeiten; daß er einfach wäre, kann man nicht gerade behaupten. Den Preis verschweigt der Autor — und wenn er ihn nennen würde, so könnte in Deutschland doch niemand die nötigen Gulden aufbringen. — Ein Vorzug der Methode liegt übrigens auch noch darin, daß der eigentlich registrierende Teil, das Uhrwerk und die Trommel usw., weit entfernt von der Versuchspflanze ins Laboratorium gelegt werden kann, da ja jede Übertragung ausschließlich auf elektrischem Wege erfolgt.

Zum Aufkleben der Porometerglocke hat sich Gummiarabikum mit Zusatz von etwas Sesamöl und einer Spur Thymol am besten bewährt; das wird auch für solche von Interesse sein, die mit dem einfachen Porometer weiter arbeiten müssen.

Jost.

**Stark, P.,** Weitere Untersuchungen über das Resultantengesetz beim Haptotropismus (mit besonderer Berücksichtigung physiologisch nicht radiärer Organe).

Jahrb. f. wiss. Bot. 1922. **61**, 126—167. 14 Textfig.

In Ergänzung seiner früheren Feststellungen teilt Verf. zunächst mit, daß das Resultantengesetz bei einer großen Anzahl von Gramineenkeimlingen gilt. Die Genauigkeit, mit der es in den Mittelwerten zutrifft, ist um so überraschender, als die Einzelpflanzen weitgehend differieren. Es gilt aber nur — und darin liegt eine Erweiterung der

früheren Resultate — wenn die Reizseiten ohne Beziehung zu der morphologischen Symmetrieebene gewählt werden, denn diese erweist sich bei eingehender Prüfung auch physiologisch von Bedeutung. Reizung der Schmalseite ist von geringerer Reaktion gefolgt als die der Breitseite. Bei der Untersuchung, ob es sich hier um verschiedenes Reaktionsvermögen oder verschiedene Empfindlichkeit handelt, kommt Verf. zu dem Ergebnis, daß ersteres der Fall ist. Je deutlicher der Unterschied zwischen Breitseite und Schmalseite ausgesprochen ist, desto mehr dominiert die erste über die letzte Seite bei kombinierter Reizung. Und von vornherein ist ja gut zu verstehen, daß die Reaktion im Sinne der Breitseite mechanisch leichter erfolgen kann.

Ein zweites Objekt der Untersuchung bilden die Blattstiele von Clematisarten. Es zeigt sich, daß die verschiedenen Arten nach drei verschiedenen Typen reagieren. Die Mehrzahl (*»Vitalba«*-Typus genannt) zeigt den stärksten Reaktionserfolg in der Flankenrichtung, geringeren in der Unterseite und erst zuletzt in der Oberseite. Diese Reihenfolge ergibt sich, wenn zwei Seiten gleichzeitig gereizt werden, sie tritt aber ebenso deutlich auch bei einseitiger Reizung in der Reaktionsgröße wie in der Reaktionsziffer (Zahl der reagierenden Pflanzen) auf. — Ein zweiter Typus (*»recta«*) weist nur zwischen Flanke und den anderen Seiten, nicht aber zwischen Oberseite und Unterseite Verschiedenheit auf. Der dritte Typus (*»paniculata«*) hat schwächstes Reaktionsvermögen auf der Oberseite, stärkeres auf den Flanken und stärkstes auf der Unterseite.

Die Entscheidung der Frage, ob hier verschiedene Sensibilität oder nur verschiedenes Reaktionsvermögen vorliegt, konnte nicht herbeigeführt werden. Beide Annahmen vertragen sich ohne Widerspruch mit den erzielten Resultaten. Anatomische Differenzen können aber hier den verschiedenen Reaktionserfolg nicht erklären.

Diese haptotropisch reizbaren Blattstiele zeigen also ein wesentlich anderes Verhalten als die Ranken nach Fitting, denn eine Aufhebung der einen Reizung durch eine solche auf der Gegenseite trat nirgends ein. Auch spricht hier manches dafür, daß die beiden Reizketten nicht auf früher Stufe verschmelzen, sondern daß sie erst in der Reaktion zu einem gemeinsamen Resultat führen.

Das Resultantengesetz gibt ein gutes Mittel ab, eine physiologische Dorsiventralität aufzudecken und sie quantitativ zu fassen. Denn man kann z. B. die Reizdosen empirisch abstufen, bis Gleichgewicht herrscht. Bei einer Clematisart war z. B. eine Reizung von Oberseite: Unterseite im Verhältnis 50:5, bei einer anderen im Verhältnis von 50:8 zu diesem Zweck nötig.

Jost.



## Zollikofer, Clara, Über den Einfluß des Schwerereizes auf das Wachstum der Koleoptile von *Avena sativa*.

Rec. trav. bot. Néerlandais. 1921. 18, 237—320.

Verf.n hat im Wentschen Laboratorium die brennende Frage nach dem Einfluß einer kurz dauernden Schwerewirkung auf das Wachstum der Koleoptile von *Avena* in Angriff genommen. Die Schwerkraft bzw. die Schleuderkraft wirkte in den verschiedenen Versuchsserien in jeder möglichen Weise ein: quer oder längs; einseitig oder allseitig. Stets wurde die Reizung vorgenommen, nachdem unter den bisherigen konstanten Bedingungen eine möglichst große Gleichförmigkeit des Wachstums eingetreten war. Während der Versuche ließen sich gewisse fremde Einflüsse nicht ganz vermeiden, z. B. Beleuchtung mit rotem Licht, Veränderung des Aufstellungsortes. Es wird gezeigt, daß dadurch keine wesentlichen Änderungen der Resultate eingetreten sind.

Der Wachstumseffekt war stets ein doppelter: 1. geht das gleichförmige Wachstum nach der Reizung in ein ungleichförmiges über, 2. wird die mittlere Wachstumsgeschwindigkeit gefördert oder gehemmt. Beide Erscheinungen sind auch nach Beleuchtungsreiz beobachtet worden und als »Lichtwachstumsreaktion« bekannt. Dementsprechend nennt Verf.n die von ihr beobachtete Reaktion »Schwerewachstumsreaktion«. Zweifellos war ihre Auffindung das Ziel der Arbeit.

Betrachten wir zunächst einmal die Wellengestalt der Wachstumskurve, so fällt auf, daß diese Wellen freilich in allen Versuchen auftraten, aber daß ihre Gestalt nicht nur bei verschiedenen, sondern auch bei den gleichen Versuchsbedingungen ganz außerordentlich differieren, sowohl was die zeitliche Lage der Wellenberge und Täler anlangt, als auch in bezug auf die prozentische Veränderung des Wachstums. So liegt z. B. in Tabelle 13 (Reizung am Klinostaten mit abwechselnd längs und quer gerichteter Reizung von 3 g-Min.) das erste Maximum bei 12 bis 60 Minuten und es erbringt eine Wachstumsbeschleunigung von 5 bis 102 %. Das erste Minimum tritt nach 27 bis 84 Minuten ein und bewirkt eine Wachstumsverzögerung von — 19 bis + 50 %. Endlich das zweite Maximum liegt bei 39 bis 129 Minuten und gibt eine Beschleunigung von — 8 bis + 106 %. Ein Exemplar ist also schon beim zweiten Maximum, wenn ein anderes noch nicht einmal das erste voll ausgebildet hat. Es ist nicht zu verkennen, daß die Zusammenstellungen anderer Versuchsserien, z. B. die Tabelle 8, gleichmäßigere Werte ergibt; allein auch hier finden sich so viele Abweichungen, daß es nicht ganz leicht ist, die Ansicht der Verf.n zu bestätigen, nach der zwei verschiedene Typen von Wellenbewegung existieren sollen: einer, der den Längsreizen und den all-



seitigen Querreizen entspricht, ein anderer, der nach einseitiger Reizung sich einstellen soll. Ref. möchte lieber den Schluß ziehen, daß jede geotropische Reizung das bisherige gleichförmige Wachstum in ein ungleichförmiges verwandelt, daß aber in der Gestalt der Wellenberge und Täler keine Gesetzmäßigkeiten nachweisbar sind. Und man geht wohl nicht zu weit, wenn man sagt, daß vielleicht nach allen Änderungen der Wachstumsbedingungen solche Schwankungen eintreten, über deren Verursachung die von Walter entwickelten Vorstellungen recht anregend sind.

Wenn das erste Maximum im Durchschnitt nach  $\frac{1}{4}$  oder  $\frac{1}{2}^h$  eintritt, das erste Minimum nach  $\frac{1}{2}$  bis  $1^h$ , so wird man also bei Festsetzung des Gesamtwachstums der beiden ersten Stunden oder gar der 3. und 4. Stunde vielfach alles stark wellig bewegte Wachstum zusammenfassen. Es zeigt sich nun, daß bei solcher Betrachtung, eben weil die Einzelschwankungen eliminiert werden, Gesetzmäßigkeiten deutlicher hervortreten. Bei einseitig quer angreifenden, also zu Krümmung führenden Kräften findet sich stets eine Wachstumsförderung, die auf 100% ansteigen kann und von der 5. Stunde an zurückgeht. Fast die gleiche Wirkung ergibt die invers angreifende Schwerkraft. Wesentlich anders wirkt die Klinostatbewegung: bei geringer Dauer führt sie zu Hemmungen, bei längerer zu Förderungen des Wachstums. Dieses Ergebnis bleibt ganz unverständlich. — Läßt man Schleuderkräfte invers einwirken, so rufen kleinere Kräfte eine Förderung, größere eine Hemmung des Wachstums hervor.

Trotz einer gewissen Unsicherheit in den Resultaten, die durch die schon erwähnten starken individuellen Differenzen bedingt ist, kann man als zweifellos hinstellen, daß nach den Untersuchungen der Verf.n eine nicht verkennbare Ähnlichkeit zwischen der Lichtwachstumsreaktion, insbesondere, wie sie sich nach Sierps Arbeit darstellt, und der Schwerewachstumsreaktion besteht, wenn auch Größe und Lage der Wellenberge usw. in beiden Fällen nicht übereinstimmen. Sierp ist geneigt, nur die Beeinflussung der Geschwindigkeit im ganzen als »phototropisch« zu betrachten; die Wellen sind ihm sekundäre Erscheinungen. Verf.n betont scharf, daß sie die Wellen und die Geschwindigkeitsänderung als zusammengehörig betrachtet und beide Erscheinungen für gleich wichtig hält. Ref. kann ihr da nicht zustimmen.

Auf weitere Einzelheiten kann nicht eingegangen werden. Als wichtig sei noch hervorgehoben die Differenz zwischen den bisher beobachteten Erfolgen der Längsinversreizung und der von der Verf.n gefundenen Wachstumsbeschleunigung. Für die Argumentation der Verf.n ist gerade der Erfolg der Längsreizung, der prinzipiell mit dem

der Querreizung übereinstimmt, von größter Bedeutung. Sie schließt daraus, daß die Schwerewachstumsreaktion die grundlegende Erscheinung ist, die bei einseitigem Ausfall zur Krümmung führt, und daß nicht etwa diese Reaktion bloß den Mechanismus der geotropischen Krümmung darstellt. Insofern bildet für die Verf.n ihre Entdeckung auch eine Stütze für die Blaauwsche Theorie. Doch verkennt sie nicht, daß diese Theorie sich nicht ohne weiteres auf den Geotropismus übertragen läßt. Denn eine direkte Einwirkung der Schwerkraft auf das Wachstum entsprechend der photochemischen Wirkung des Lichtes ist nicht denkbar. Lassen sich beim Phototropismus die tropistischen Erfolge auf ungleiche Energiemengen zurückführen, die beide Seiten des Organs treffen, so ist das ja beim Geotropismus nicht der Fall. Hier handelt es sich »um veränderte Polarität gegenüber der Richtung einer konstanten, stetig wirkenden Kraft«. »Auf welche Weise dabei die ungleichen Wachstumsreaktionen der beiden Flanken zustande kommen, ist eine noch ungelöste Frage.«

Hingewiesen sei noch auf den Schlußabschnitt, in dem Verf.n ihre Gedanken über das Wesen der geotropischen Reizbarkeit in durchaus hypothetischer Weise entwickelt. Ob diese Hypothese zur Arbeit anregen kann, muß sich zeigen.

Jost.

## Neue Literatur.

### Morphologie.

- Demeter, K.**, Vergleichende Asclepiadenstudien. (*Flora*. 1922. **15**. N. F. 130—176.)  
**Gaisberg, E. von**, Zur Deutung der Monokotylenblätter als Phyllodien. (*Ebenda*. 177—190.)

### Physiologie.

- Bethe, A.**, Der Einfluß der H-Ionenkonzentration auf die Permeabilität toter Membranen, auf die Adsorption an Eiweißsolen und auf den Stoffaustausch der Zellen und Gewebe. (*Biochem. Zeitschr.* 1922. **127**, 18—33.)  
**Blum, G.**, Neuere osmotische Untersuchungen an der Pflanzenzelle. (*Bull. Soc. Fribourg Sc. Nat.* 1921. **25**, 80—83.)  
**Boas, F.**, Die Wirkung der Saponinsubstanzen auf die Hefezelle. (Ein Beitrag zur Lipoidtheorie.) (*Ber. d. d. bot. Ges.* 1922. **40**, 32—38.)  
**Cameron, A. T.**, and **Hollenberg, M. S.**, The relative toxicity of the halides and certain other anions. (*Journ. Gen. Physiol.* 1922. **4**, 411—422.)  
**Fenn, W. O.**, The theoretical response of living cells to contact with solid bodies. (*Ebenda*. 373—385.)  
**Gradmann, H.**, Die Fünfphasenbewegung der Ranken. (*Jahrb. f. wiss. Bot.* 1922. **61**, 169—204.)  
**Harder, R.**, Lichtintensität und »chromatische Adaptation« bei den Cyanophyceen. (*Ber. d. d. bot. Ges.* 1922. **40**, 26—32.)  
**Heilbronn, A.**, Eine neue Methode zur Bestimmung der Viskosität lebender Protoplasten. (*Jahrb. f. wiss. Bot.* 1922. **61**, 284—338.)

- Jacoby, M., Über den Formaldehyd als Übergangsstufe zwischen der eigentlichen Assimilation und der Kohlenhydratbildung in der Pflanze. (Biochem. Zeitschr. 1922. 128, 119—121.)
- Klason, P., Beitrag zur Kenntnis der Konstitution des Fichtenholz-Lignins. II. (Ber. d. d. chem. Ges. 1922. 55, 448—455.)
- , Über das Lignin, wie es im Holz selbst vorkommt. (Ebenda. 455—456.)
- Liesegang, R. E., Beiträge zu einer Kolloidchemie des Lebens (Biologische Diffusionen). 2. umgearb. Aufl. Steinkopf, Dresden u. Leipzig. 1922. 39 S. u. 3 Fig.
- Loeb, J., The quantitative basis of the polar character of regeneration in Bryophyllum. (Science. 1921. 54, 521—522.)
- , Quantitative laws in regeneration III. The quantitative basis of polarity in regeneration. (Journ. Gen. Physiol. 1922. 4, 447—462.)
- , Electrical charges of colloidal particles and anomalous osmosis. (Ebenda. 463—486.)
- , L., On stereotypism as a cause of cell degeneration and death and on means to prolong the life of cells. (Science. 1922. 55, 22—23.)
- Menager, Y., et Laurent, Y., L'iode chez les Laminaires. (C. R. Acad. Sc. Paris. 1921. 173, 931—932.)
- , —, La composition des Laminaires. (Ebenda. 1110—1118.)
- Nienburg, W., Die Keimungsrichtung von Fucussporen und die Theorie der Lichtperzeption. (Vorläufige Mitteilung.) (Ber. d. d. bot. Ges. 1922. 40, 38—40. 1 Textabb.)
- Rigg, G. B., The identity of certain yellow pigments in plants and animals. (Science. 1922. 55, 101—102.)
- Schroeder, H., Über die Semipermeabilität von Zellwänden. (Biol. Zentralbl. 1922. 42, 172.)
- Stern, K., Über polare elektronastische Erscheinungen. [3. u. 4. Mitteilung.] (Ber. d. d. bot. Ges. 1922. 40, 43—59. 3 Abb. i. Text.)
- Uehla, V., und Morávek, V., Über die Wirkung von Säuren und Salzen auf Basidiobolus ranarum Eid. (Vorläufige Mitteilung I.) (Ebenda. 8—20. 6 Textfig.)
- Warburg, O., Über Oberflächenreaktionen in lebenden Zellen. (Zeitschr. f. Elektrochemie. 1922. 28, 70—75.)
- Werth, E., s. unter Fortpflanzung und Vererbung.
- Willaman, J. J., and Sandstrom, W. M., Biochemistry of Plant-Diseases. III. Effect of Sclerotinia cinerea on Plums. (Bot. Gazette. 1922. 73, 287—308.)

## Fortpflanzung und Vererbung.

- Bateson, W., Evolutionary faith and modern doubts. (Science. 1922. 55, 55—61.)
- Blakeslee, A. F., Variations in *Datura* due to changes in chromosome number. (Amer. Naturalist. 1922. 56, 16—31. 7 Textfig.)
- Bridges, C. B., The origin of variations in sexual and sex-limited characters. (Ebenda. 51—63. 7 Textfig.)
- Emerson, R. A., The nature of bud variations as indicated by their mode of inheritance. (Ebenda. 64—79.)
- Haberlandt, G., Über Zellteilungshormone und ihre Beziehungen zur Wundheilung. Befruchtung, Parthenogenese und Adventivembryonie. (Biol. Zentralbl. 1922. 42, 145. 9 Abb.)
- Lavialle, P., s. unter Angiospermen.
- Loeb, J., s. unter Physiologie.
- Neef, F., Über polares Wachstum von Pflanzenzellen. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1922. 61, 205—283.)
- Schürhoff, P. N., Die Teilung des vegetativen Pollenkernes bei *Eichhornia crassipes*. (Ber. d. d. bot. Ges. 1922. 40, 60—63. 1 Textabb.)
- Small, J., s. unter Angiospermen.
- Snell, K., s. unter Angewandte Botanik.
- Ubisch, G. v., Abweichungen vom mechanischen Geschlechtsverhältnis bei *Melandrium dioicum*. (Biol. Zentralbl. 1922. 42, 112—118.)



- Werth, E., Zur experimentellen Erzeugung eingeschlechtiger Maispflanzen und zur Frage: Wo entwickeln sich gemischte (androgyn) Blütenstände am Mais? (Ber. d. d. bot. Ges. 1922. **40**, 69—77. 2 Abb. i. Text.)
- Yasui, K., On the Behavior of Chromosomes in the Meiotic Phase of some Artificially Raised Papaver Hybrids. (Bot. Mag. Tokyo. 1921. **35**, 154—167. 1 Taf., 1 Textfig.)

### Ökologie.

- Glück, H., Über die knöllchenartigen Niederblätter an dem Rhizom von *Marsilia hirsuta* A. Br. (Flora. 1922. **15**. N. F. 251—258.)
- Kirchner, O. von, Über Selbstbestäubung bei den Orchideen. (Ebenda. 103—129.)
- Melin, E., On the mycorrhizas of *Pinus silvestris* L. and *Picea Abies*, Karsten: A preliminary note. (Journ. of Ecology. 1922. **9**, 254—257.)
- , Boletus-Arten als Mycorrhizenpilze der Waldbäume. (Vorläufige Mitteilung.) (Ber. d. d. bot. Ges. 1922. **40**, 94—97.)
- Troll, W., Über Staubblatt- und Griffelbewegungen und ihre teleologische Deutung. (Flora. 1922. **15**. N. F. 191—250.)

### Cyanophyceen.

- Harder, R., s. unter Physiologie.

### Algen.

- Borgesen, F., Koral rev eller Alge rev? (Naturens Verden. 1922. 155—167.)
- Ikori, J., Development of *Laminaria religiosa* Miyabe. (Bot. Mag. Tokyo. 1921. **35**, 207—218.) (Jap., ill., engl. Zusammenfass.)
- Menager, Y., et Laurent, Y., s. unter Physiologie.
- Nienburg, W., s. unter Physiologie.
- Oltmanns, F., Morphologie und Biologie der Algen. 2. umgearb. Aufl. Bd. 1. G. Fischer, Jena. 1922. 459 S., 287 Textfig.
- Pascher, A., Neue oder wenig bekannte Flagellaten III. (Arch. f. Protistenk. 1922. **44**, 397—406.)
- Stroem, K. M., Algological Notes. I. Some Desmids from North Australia; II. Freshwater Algae and Plankton from Finmark; III. The Germination of the Zoogonidia of *Stigeoclonium tenue*; IV. Resting Spores of *Pediastrum*. (Nyt Magaz. f. Naturvid. 1921. **59**, 14 S. 1 Pl.)
- , The Phytoplankton of some Norwegian Lakes. (Videnskaps. Skrift. I. Mat. nat. Kl. 1921. 51 S. 3 Pl.)

### Pilze.

- Buchheim, A., Zur Biologie von *Uromyces Pisi* (Pers.) Winter. (Vorläufige Mitteilung.) (Centralbl. f. Bakt. Abt. II. 1922. **55**, 507—508.)
- Erikson, J., Nouvelles études biologiques sur la Rouille des Mauves (*Puccinia Malvacearum* Mont.). (C. R. Acad. Sc. Paris. 1921. **173**, 925—928.)
- , The life of *Puccinia Malvacearum* Mont. within the host plant and on its surface. (Phytopathology. 1921. **11**, 459—463.)
- Klebahn, H., Wirtswechsel und Spezialisierung des Stachelbeerrostes. (Ber. d. d. bot. Ges. 1922. **40**, 104—111.)
- Rawitscher, F., Beiträge zur Kenntnis der Ustilagineen. II. (Zeitschr. f. Bot. 1922. **14**, 273—296. Taf. 3 u. 4, 2 Textabb.)
- Satina, S., Studien über Entwicklung der Haupt- und Nebenfruchtformen bei *Phacidium repandum* Alb. et Schw. (Zeitschr. d. Russ. Bot. Ges. 1919 (1921). **4**, 95—104. 1 Taf.)
- , Befruchtung und Entwicklungsgeschichte der *Cubonia brachyasca* March. Sacc. (*Lasiobolus brachyasus* March.). (Ebenda. 77—94. 2 Taf.)
- Willaman, J. J., and Sandstrom, W. M., s. unter Physiologie.



## Moose.

- Dunk, R. v. d., Monographie des Leuchtmooses. Diss. Frankfurt a. M. 1921. 57 S. 4 Taf.  
 Péterfi, M., Eine teratologische Erscheinung bei *Catharinea Haussknechtii* (Jur. et Milde) Broth. (Contrib. Bot. de Cluj. 1921. 1, 149—153.)

## Farnpflanzen.

- Blomquist, H. L., Vascular anatomy of *Angiopteris evecta*. (Bot. Gazette. 1922. 73, 182—199. Pl. 5—8.)  
 Holloway, S. E., Further studies on the prothallus, embryo and young sporophyte of *Imesipteris*. (Transact. and Proceed. New Zeal. Inst. 1921. 53, 386—422. Fig. 1—95 B.)  
 Takamine, N., Some observations in the Life History of *Isoetes*. (Bot. Magaz. Tokyo. 1921. 35, 184—190. 9 Textfig.)

## Angiospermen.

- Bitter, G., Zur Gliederung der Gattung *Saracha* und zur Kenntnis einiger ihrer bemerkenswerten Arten. (Fedde, Repert. 1921. 17, 338—346.)  
 Blake, S. F., Revisions of the genera *Acanthospermum*, *Flourensia*, *Oyedaea* and *Tithonia*. (Contrib. U. S. Nat. Herb. 1921. 20, 380—436. Taf. 23.)  
 Camps, C., *Arundo donax* L. (Mem. R. Acad. C. A. Barcelona. 1921. 17, 109—116.)  
 Diels, L., Die Myrtaceen von Papuasien. (Engl. Bot. Jahrb. 1922. 57, 356—400. 1 Textfig.)  
 Handel-Mazzetti, H., *Plantae novae Sinenses, diagnosibus brevibus descriptae*. (15. Forts.) (Anz. Akad. d. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. 1922. 10 S.)  
 Korders, S., Exkursionsflora von Java. Blütenpflanzen. 4. Band. Atlas. 2. Abt. Familie 20—21. G. Fischer, Jena. 1922.  
 Lauterbach, C., Die Rhamnaceen Papuasien. (Engl. Bot. Jahrb. 1922. 57, 326—340. 3 Textfig.)  
 —, Die Lecythidaceen Papuasien. (Ebenda. 341—353. 4 Textfig.)  
 Lavialle, P., Contribution à l'étude de l'ovaire chez les Composées. (Bull. Soc. bot. France. 1921. 68, 414—417. 1 Textfig.)  
 Mathiesen, Fr. J., The structure and biology of arctic flowering plants. 15. Scrophulariaceae. (Meddel. om Grönland. 1921. 37, 331—507. 46 Textfig.)  
 Rikli, M., Die arktisch-subarktischen Arten der Gattung *Phyllodoce* Salisb. (Vierteljahrsschr. Naturf. Gesellsch. Zürich. 1921. 66, 324—334.)  
 Small, J., The origin and development of the Compositae. 1921. XII + 334 S. 79 Fig., 12 Kart.  
 Sprague, T. A., The nomenclature of plant families. (The Journ. of Bot. 1922. 60, 69—73.)

## Pflanzengeographie und Floristik.

- Prodan, J., Die Ökologie der Halophyten Rumäniens, im Vergleich mit derjenigen Ungarns und der Theiß-Ebene des Königreichs S. H. S. (Rum.). (Bull. de l'Institut Univ. Cluj. 1922. 2, No. 1.)  
 Rietz, E. du., Die Grenzen der Assoziationen. Eine Replik an John Frödin. (Bot. Notiser. 1922. 90—96.)  
 Rübel, E., Geobotanische Untersuchungsmethoden. 290 S. 69 Textfig., 1 Taf. Berlin. 1922.  
 Sargent, C. S., Manual of trees of North America (exclusive of Mexico). 2. Edit. 1922. 783 Taf.

- Schalow, E.**, Über die Beziehungen zwischen der Pflanzenverbreitung und den ältesten menschlichen Siedlungsstätten im mittelsten Schlesien. (Engl. Bot. Jahrb. 1922. 57, Beibl. 127, 1—12.)
- Stebbing, E.**, The forests of India. Bd. I. 1922. 26 Taf.

### Teratologie und Pflanzenkrankheiten.

- Küster, E.**, Aufgaben und Forschungswege der Pflanzenteratologie. (Naturw. Monatshefte. 1922. 4, 33—47.)
- Péterfi, M.**, s. unter Moose.

### Angewandte Botanik.

- Fruwirth, C.**, Gelbe Lupine und Weizen; Nachbarwirkungen. (Dtsch. Landw. Presse. 1922. 49, 70.)
- Geschwind, A.**, Die Bedeutung des Zwergwacholders (*Juniperus nana* Willd.) für den Gebirgswald. (Centralbl. f. d. ges. Forstw. 1921. 47, 139—142.)
- Snell, K.**, Über die Regenerationsfähigkeit und das Pfropfen der Kartoffel. (Verh. Bot. Ver. Prov. Brandbg. 1922. 63, 59—60.)
- , Kartoffelsorten. Allgemeine u. spezielle Sortenkunde. 2. Aufl. Parey, Berlin. 1922. 118 S. 2 farb. Taf., 13 Textfig.
- Treitz, P.**, Die Aufforstung des ungarischen Tieflandes aus agrogeologischen Gesichtspunkten. (Erdészeti Lapok. 1921. 60, 340—379.)

### Technik.

- Drahn, F.**, Ein neues Durchtränkungsmittel für histologische und anatomische Objekte. (Berliner Tierärztl. Wochenschr. 1922. Nr. 9.)
- Gage, S. H.**, Special oil-immersion objectives for dark-field microscopy. (Science. 1921. 54, 567—569.)
- Mayer, P.**, Über die Fixierung des Zellplasmas. (Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie. 1921. 38, 293—294.)
- Zimmermann, A.**, Botanische Mikrotechnik. 2. umgearb. Aufl., herausg. v. H. Schneider, Stralsund. G. Fischer, Jena. 1922. 458 S. 220 Textabb.

### Personalnachricht.

Prof. G. Tischler in Hohenheim hat einen Ruf als o. Professor der Botanik nach Kiel angenommen.



# Neue Veröffentlichungen

aus dem Verlag von Gustav Fischer in Jena

*Die angegebenen Preise sind die im Jahr 1922 gültigen; für das Ausland erhöhen sie sich durch den beigebundenen Wechsel-Zuschlag. Die Preise für gebundene Bücher sind unbindbar.*

**Biochemie der Pflanzen.** Von Prof. Dr. **Fr. Czapek** † in Leipzig. Dritte, unveränderte Auflage. Band I. XIX, 828 S. gr. 8° 1922 Mk 270.—, geb. Mk 330.—

Pharmazeutische Zeitung, 1921, Nr. 38: In kürzester Frist ist dem zweiten Band von der dritte gefolgt. Damit ist das große Werk vollendet. Was hier an Wissen, an unglaublicher Vielseitigkeit, an exakterster Arbeit und an eiserntem Fleiß geleistet worden ist, vermag man erst dann ein wenig zu begreifen, wenn man sich klar wird, daß der Verfasser dieses standard work ein ebenso vorzüglicher Botaniker sämtlicher Disziplinen ist, wie es als Chemiker nicht aus der ungeheuren Literatur des Gebietes vollkommen beherrschen muß, sondern naturgemäß ebenfalls in allen Zweigen dieses fast unübersehbaren Gebietes aufs genaueste eingearbeitet ist.

... Mit diesem Werke ist der gesamte Umfang dieser riesigen Wissenschaft bis auf den heutigen Tag abgegrenzt und kritisch gesichtet. Damit ist für die verschiedenen Wissenschaften, namentlich die angewandten, ein Handbuch von nicht zu übertreffendem Werte geschaffen.

Dr. R. M.

**Zur Lösung des Problems der Blattstellungen.** Von Dr. phil. **Max Hirmer**, Privatdozent für Botanik, Assistent am botanischen Laboratorium der Univers. München. Mit 126 Abbild. im Text. 109 S. gr. 8° 1922 Mk 45.—

Der Verfasser dieser Abhandlung sucht das Problem der Blattstellung unter Anwendung einer neuen Methode und Berücksichtigung von Gesichtspunkten, wie sie in der einschlägigen Literatur bisher vermehrt werden, einer Lösung näher zu führen. Die Kenntnis dieser Untersuchungen ist in erster Linie für Botaniker, darüber hinaus auch für Biologen wichtig.

**Die Cucurbitaceen.** Von Prof. Dr. **Zimmermann**, Wolfenbüttel.

Heft 1: Beiträge zur Anatomie und Physiologie. Mit 95 Abbildungen im Text. VIII, 204 S. gr. 8° 1922 Mk 120.—

In diesem Werke hat der am Landwirtschaftlichen Institut Amani in Deutsch-Ostafrika 18 Jahre tätig gewesene Verfasser die Ergebnisse seiner Untersuchungen über die Familie der Cucurbitaceen niedergelegt. Die Untersuchungen erstrecken sich auch auf anatomische, physiologische, morphologische, biologische und pathologische Fragen, deren Bearbeitung besonders dadurch wertvoll ist, daß der Verfasser die meisten Arten auf der Versuchsanstalt des Instituts heranzieht und in den verschiedenen Entwicklungsstadien beobachten konnte. Die Arbeit beschränkt sich nicht nur auf die in Oerusalemia wild wachsenden Arten, sondern auf alle dem Verfasser in der ganzen Kolonie zugänglichen Cucurbitaceen.

**Die botanische Mikrotechnik.** Ein Handbuch der mikroskopischen Arbeitsverfahren. Von Dr. **Hans Schneider**. Zweite Auflage des gleichnamigen Werkes von Prof. Dr. A. Zimmermann. Mit 220 Abbildungen im Text. XII, 458 S. gr. 8° 1922 Mk 120.—, geb. Mk 155.—

Das in Fachkreisen hochgeschätzte Werk von Zimmermann war lange Zeit vergriffen. Als Stelle des Verfassers hat Dr. H. Schneider eine Neubearbeitung übernommen. Aus der infolge des großen Zwischenraums zwischen der ersten und dieser neuen Auflage an fast völlig neuer Buch geworden ist. Das Buch ist kein bloßes Praktikum, in welchem der Stoff die Anwendung bestimmt, sondern es ist aufgebaut auf dem leitenden Prinzip der Technik. Ein auf solider Grundlage bearbeitetes Werk sollte bisher für die Botaniker. In diesen Kreisen wird es daher besonderer Beachtung wider sein.

**Pflanzenphysiologie.** Von Prof. Dr. **R. Kolkwitz**, Dahlem-Steglitz. Versuche und Beobachtungen an höheren und niederen Pflanzen einschließlich Bakteriologie und Hydrobiologie mit Planktonkunde. Zweite, verbesserte und vermehrte Auflage. Mit 12 zum Teil farbigen Tafeln und 153 Textfiguren. VI, 64 S. gr. 8° 1922 Im Druck

Dieses Buch ist aus Versuchen und Übungen entstanden, die beruhten, Studierende in die physiologische Betrachtung einzuführen. Die durch den Krieg und die Nachkriegszeit geschaffene Lage ließ es dem Verfasser bei der vorliegenden neuen Auflage erwünscht erscheinen, die Versuche so einfach wie möglich zu gestalten, ohne ihre Genauigkeit zu beeinträchtigen. Der Stoff ist in der Weise behandelt, daß das Buch als Kombination einer theoretischen und praktischen Physiologie gelten kann. Es ist in erster Linie für diejenigen bestimmt, welche in dem Buch nicht nur lesen, sondern danach auch arbeiten wollen.





**Neuerscheinung**

aus dem Verlag von Gustav Fischer in Jena

*Die angegebenen Preise sind die im Juni 1922 gültigen; für das Ausland erhöhen sie sich durch den vorgeschriebenen Valuta-Zuschlag. Die Preise für gebundene Bücher sind bis auf weiteres unverbindlich.*

# Das Werden der Organismen

Zur Widerlegung von Darwins Zufallstheorie  
durch das Gesetz in der Entwicklung

Von

**Oscar Hertwig**

Berlin

**Dritte, verbesserte Auflage**

Mit 115 Abbildungen im Text. XX, 686 S. gr. 8<sup>o</sup> 1922

**Mk 200.—, geb. Mk 265.—**

**Inhalt:** 1. Die älteren Zeugungstheorien. — 2. Die Stellung der Biologie zur vitalistischen und mechanistischen Lehre vom Leben. — 3. Die Lehre von der Artzelle als Grundlage für das Werden der Organismen. — 4. Die allgemeinen Prinzipien, nach denen aus den Artzellen die vielzelligen Organismen entstehen. — 5. Die Umwertung des biogenetischen Grundgesetzes. — 6. Die Erhaltung des Lebensprozesses durch die Generationsfolge. — 7. Das System der Organismen. — 8. und 9. Die Frage nach der Konstanz der Arten. — 10.—12. Die Stellung der Organismen im Mechanismus der Natur. — 13. Das Problem der Vererbung. — 14. Der gegenwärtige Stand des Vererbungsproblems. — 15. Lamarckismus und Darwinismus. — 16. Kritik der Selektions- und Zufallstheorie. — 17. Zusammenfassung und Nachwort. — Sachregister.

Biolog. Zentralblatt, 37. Bd., Nr. 3: . . . O. Hertwigs Buch, das so geschrieben ist, daß es auch dem gebildeten Laien zugänglich ist, wird jeder lesen müssen, der sich für allgemeine Biologie ernstlich interessiert, der Forscher wird die darin enthaltenen Hypothesen an seinen Befunden messen müssen, und die Geschichte der Abstammungslehre wird das Werk zu ihren wertvollsten zählen. P. Buchner

Naturw. Wochenschrift, XVI, Nr. 26: . . . Wie Weismanns Vorträge über „Deszendenztheorie“, so stellt auch Hertwig's „Werden der Organismen“, einen Meilenstein in der Geschichte der Abstammungslehre dar. Nachtsheim

Wiener entomologische Zeitung, 36. Jahrg., H. 3—5: . . . Hertwigs Buch gibt ein umfassendes, geschlossenes Bild des heutigen Standes aller mit dem Abstammungsgedanken in Beziehung stehender naturwissenschaftlicher Disziplinen. . . .

Jenem, dem Fragen deszendenztheoretischer oder selektionistischer Art naheliegen, kann nur die Anschaffung und das unbefangene Studium des schönen Buches empfohlen werden. Es verbindet wie kaum ein zweites zwei hochwichtige Vorzüge: es führt in einer für jeden Gebildeten berechneten Sprache vollwertig und tiefgründig in den gegenwärtigen Stand der gesamten einschlägigen Fragen ein und es tritt den Grundlagen des Dargelegten mit sachlicher Kritik näher. Die letzten Jahrzehnte haben fast nur schablonenmäßige Lobgesänge der ungeprüften Prinzipien eines übertriebenen Selektionismus gebracht; ein Buch wie das Werk Hertwigs ist wie ein Stoß frischer Luft durch nebelgraue, blickumflorende Weihrauchsschwaden, wie ein Blick in eine — hoffentlich nicht allzuferne — strenger prüfende Zukunft. F. Heikerdinger



# ZEITSCHRIFT FÜR BOTANIK

HERAUSGEGEBEN

VON

HANS KNIEP UND FRIEDRICH OLTMANNS

14. JAHRGANG

HEFT 8

MIT 6 ABBILDUNGEN UND 9 KURVEN IM TEXT



JENA  
VERLAG VON GUSTAV FISCHER  
1922

---

Monatlich erscheint ein Heft

---

Alle für die Zeitschrift bestimmten Sendungen (Manuskripte, Bücher usw.)  
bitten wir zu richten an

Herrn Geh. Hofrat Prof. Dr. Oltmanns, Freiburg i. Br., Jacobistr. 23

# Inhalt des achten Heftes.

I. Originalarbeit.	Seite
Leo Brauner, Lichtkrümmung und Lichtwachstumsreaktion. Mit 6 Abbildungen und 9 Kurven im Text . . . . .	497
II. Besprechungen.	
Bauch, R., Kopulationsbedingungen und sekundäre Geschlechtsmerkmale bei <i>Ustilago violacea</i> . . . . .	561
Boresch, K., Die komplementäre chromatische Adaptation . . . . .	568
—, Die wasserlöslichen Farbstoffe der Schizophyceen . . . . .	570
Carpentier, A., Notes d'excursions paléobotaniques a Chalonnnes et Montjean (Maine et Loire) . . . . .	557
—, Contribution à l'étude des fructifications du Culm de Mouzeil (Loire-Inférieure) . . . . .	557
Edwards, W. N., Fossil coniferous woods from Kerguelen islands . . . . .	553
—, On a small Bennettitalean flower from the Wealden of Sussex . . . . .	554
—, Note on <i>Parca decipiens</i> . . . . .	554
Gardner, W. A., Effect of Light on Germination of Light-Sensitive seeds . . . . .	564
Grafe, V., Chemie der Pflanzenzelle . . . . .	572
Janse, J. M., La polarité des cellules cambienues . . . . .	562
Kidston, R., and Lang, W. H., On old red sandstone plants showing structure from the Rhynie chert bed, Aberdeenshire. III. <i>Asteroxylon Mackiei</i> Kidston and Lang . . . . .	555
Knowlton, F. H., Evolution of geologic climates . . . . .	550
Kräusel, R., Ist <i>Taxodium distichum</i> oder <i>Sequoia sempervirens</i> Charakterbaum der deutschen Braunkohle? . . . . .	553
—, Über einige Pflanzen aus dem Keuper von Lunz (Nieder-Österr.) . . . . .	554
Kubart, B., Ist <i>Taxodium distichum</i> oder <i>Sequoia sempervirens</i> Charakterbaum der deutschen Braunkohle? . . . . .	553
Küster, Ernst, Anleitung zur Kultur der Mikroorganismen . . . . .	558
Lundegårdh, H., Zelle und Cytoplasma . . . . .	548
—, Zur Theorie der phototropischen Perzeption . . . . .	566
Möller, H. P., Rhythmische Fällungserscheinungen in pflanzlichen Zellmembranen . . . . .	559
Oehlkers, Fr., Die postfloralen Krümmungen des Blütenstieles von <i>Tropaeolum majus</i> und das Problem der Umstimmung . . . . .	566
Pack, D. A., After-Ripening and Germination of <i>Juniperus</i> Seeds . . . . .	562
Renier, A., Decouverte d'échantillons fertiles d' <i>Omphalophloios anglicus</i> Stbg. sp. . . . .	555
Romell, Lars Gunnar, Parallelvorkommen gewisser Boleten und Nadelbäume . . . . .	560
Scott, D. H., The present position of the theory of descent, in relation to the early history of plants . . . . .	551
—, The relations of the seed plants to the higher cryptogams . . . . .	552
Tischler, G., Allgemeine Pflanzenkaryologie . . . . .	548
Waterhouse, W. L., Studies in the Physiology of Parasitism. VII. Infection of <i>Berberis vulgaris</i> by Sporidia of <i>Puccinia graminis</i> . . . . .	560
Zalassky, M. D., Sur le sapropélite marin de l'âge silurien formé par une algue cyanophycée . . . . .	558
—, Über einen durch eine Zyanalge gebildeten marinen Sapropel silur. Alters (Kuckersit) . . . . .	558
III. Neue Literatur . . . . .	573
IV. Ausschreiben . . . . .	575
V. Personalsnachrichten . . . . .	576

Originalarbeiten, die den Umfang von drei Druckbogen (48 Seiten) überschreiten, können in der »Zeitschrift für Botanik« in der Regel nur dann aufgenommen werden, wenn die Verfasser für die drei Bogen überschreitende Seitenzahl die Kosten tragen. Jede lithographische Tafel wird als ein Bogen gerechnet.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

**Ueber die Verbreitung des Aluminiums in der Natur** und seine Bedeutung beim Bau- und Betriebsstoffwechsel der Pflanze. Von Dr. **Julius Stoklasa**, Dipl.-Ing. agron., Prof. a. d. böhm.-techn. Hochschule u. Direktor d. staatl. Versuchsstation in Prag. Mit 28 Abbildungen im Text. X, 500 S. gr. 8° 1922 Mk 80.—

# Lichtkrümmung und Lichtwachstumsreaktion.

Von

Leo Brauner.

Mit 6 Abbildungen und 9 Kurven im Text.

## I. Das Problem.

»Die Lichtwachstumsreaktion ist die primäre, der Phototropismus die sekundäre Erscheinung, welche notwendig aus ihr erfolgt, [wenn durch örtlich ungleiche Belichtung örtlich ungleiche Wachstumsreaktionen entstehen.«

So schreibt A. H. Blaauw im dritten Teil seiner Arbeit »Licht und Wachstum« (2, S. 187) und gibt damit eine neue Basis für die Erforschung der Reizkrümmungen. Als primär gilt jetzt das Wachstumsphänomen, die Krümmung ist nur der asymmetrische Sonderfall, hervorgerufen durch asymmetrische Energieeinwirkung.

Daher wird man zur Ergründung des Problems der Lichtkrümmung von der Untersuchung auszugehen haben, ob allseitige Lichtwirkung die Pflanze zu einer Wachstumsänderung veranlaßt, die der beobachteten Krümmung entspricht.

Darüber liegen schon einige Arbeiten vor. Die erste brauchbare Messung der Wachstumsänderung durch Licht führte Vogt an *Avena* aus. Hier wurde noch nicht an einen Zusammenhang der beobachteten Erscheinung mit dem Phototropismus gedacht. — Etwa gleichzeitig erschienen die Blaauwschen Arbeiten, die zur Aufstellung der neuen Lehre führten.

Und ihnen folgten zeitlich die Sierpschen Untersuchungen, die schon zur neuen Theorie Stellung nehmen.

Die »sekundäre Folge« der von diesen Forschern gefundenen Lichtwachstumsreaktion, die Lichtkrümmung, war schon viel länger Gegenstand der Untersuchung gewesen, nicht zuletzt ihres viel klarer in Erscheinung tretenden Reaktionsbildes wegen,

das ja im Gegensatz zu Wachstumsänderungen schon für das unbewaffnete Auge wahrnehmbar ist.

Von älteren wertvollen Untersuchungen nenne ich hier vor allem die Rotherts. — Von neueren kommen die Beobachtungen von Blaauw, Clark und Arisz in Betracht.

Alle diese Arbeiten lassen aber verwendbare Angaben über die Einzelheiten des Krümmungsvorganges vermissen. Es wird stets nur der erreichte Endzustand untersucht, nie aber die Bewegung selbst. — Eine Ausnahme macht nur Arisz, doch gehen in seinen Messungen der großen Beobachtungsintervalle wegen alle Einzelheiten des Prozesses verloren.

Hier sind wir nun an der Stelle angelangt, von der ich glaubte ausgehen zu müssen; es fehlte in allen experimentellen Arbeiten die Brücke zwischen den beiden Phänomenen: Wachstumsreaktion und Krümmung. Selbst Blaauw, der ja schon beide Bewegungen aufeinander zu beziehen versucht, bringt keine zahlenmäßige Schilderung des Krümmungsverlaufs. —

So ergibt sich der Plan meiner Arbeit: zur Entscheidung, ob Lichtkrümmung durch die Blaauwsche Theorie begriffen werden kann, sind Parallelmessungen von Lichtwachstumsreaktion und Lichtkrümmung vorzunehmen; sie müssen unter möglichst gleichen Bedingungen stattfinden, so daß ein direkter Vergleich der beiden gefundenen Bewegungskurven möglich wird.

Vielleicht ergibt sich dann ein neuer Weg zum letzten Ziel unseres Problems, zu Erkenntnis der primären Veränderung, die das Licht in der Zelle hervorruft.

## II. Die Methode.

### 1. Die Versuchspflanze.

Als Versuchsobjekt dient in allen Fällen die Koleoptile von etiolierten Avenakeimlingen, die verwendete Hafersorte war eine reine Linie aus der landwirtschaftlichen Hochschule zu Weihenstephan und trug die Bezeichnung Gh. 31, Ernte 1919.

Ich wählte *Avena sativa* aus mehreren Gründen: erstens gibt es kaum ein günstigeres Objekt für reizphysiologische Untersuchungen. Hohe Empfindlichkeit, geometrisch leicht definierte Form und endlich die Möglichkeit einer schnellen und gleichmäßigen Aufzucht zeichnen es vor den übrigen



Versuchspflanzen aus. — Zweitens ist *Avena* eine der physiologisch am häufigsten untersuchten Pflanzen. Sie spielt gerade in der Literatur über den Phototropismus eine große Rolle und das ist ein Umstand, der das kritische Vergleichen der eigenen Befunde mit denen früherer Beobachter sehr erleichtert. Auch ist es vielleicht zweckmäßig, zuerst einmal ein Objekt nach allen Richtungen hin kennenzulernen.

Ein Einwand Blaauws, daß wir in Gramineenkeimlingen ein komplexes Gebilde vor uns hätten, — da es ja aus zwei Teilen, der Koleoptile und dem eingeschlossenen Primärblatt besteht, — ist wohl nicht ganz stichhaltig. Denn das Primärblatt ist photisch fast indifferent; selbst nach dem Durchbruch wird seine scheinbare Lichtkrümmung hauptsächlich durch die noch tätige Koleoptile verursacht, die es an der Basis umbiegt.

## 2. Die Aufzucht.

Ausgesuchte, möglichst große Früchte wurden zuerst auf einem besonderen Keimbett ankeimen gelassen. Da sich diese Einrichtung gut bewährte, sei sie kurz beschrieben:

Eine runde Pappscheibe wurde mit zwölf Löchern von etwa 4 mm Durchmesser versehen und gut paraffiniert; sie bildete den Deckel der sonst gebräuchlichen, mit nassem Sägemehl gefüllten Keimschale; das Saatgut kam nun in die Löcher, so daß die Körner etwa zur Hälfte im Sägemehl steckten.

Diese Methode liefert ein Maximum brauchbarer Keimlinge, die den Vorzug gerader Wurzeln haben. Knapp vor dem Hervortreten der Koleoptile, wenn die Würzelchen etwa 5 mm lang waren, wurde das Saatgut eingepflanzt. Kleine Präparatenröhrchen von 7 cm Länge und 2 cm Durchmesser wurden mit sanddurchmischter Humuserde gefüllt und in diese wurden nun die Körner ohne Beschädigung der zarten Wurzeln (ein wichtiger Umstand!) knapp am Rande eingesetzt, je zwei in ein Gläschen. — Von einem Entspelzen der Früchte sah ich ab, da ich mit Vogt (18, S. 196) fand, daß auf diese Weise ein geraderes Wachstum der Koleoptile erzielt wird.

Die so beschickten Präparatengläschen standen in einem elektrischen Thermostaten im Versuchsraum selbst, die Keimlinge wuchsen also schon unter den Versuchsbedingungen heran.

### 3. Aufstellung zum Versuch.

Zum Versuch wurden Pflänzchen von 25 mm Länge ausgesucht und bei der Auswahl darauf geachtet, daß nur guttierende Exemplare zur Verwendung kamen, deren Wurzel also bestimmt gut entwickelt war. — Außerdem durfte die Koleoptile nicht völlig vom Primärblatt erfüllt sein, da ohne diese Vorsichtsmaßregel stets mit Wachstumsschwankungen, ja selbst mit dem Durchbruch des Primärblattes während des Versuches zu rechnen war.

Die Gläschen wurden nun in ein kleines Kugelgelenkstativ eingeklemmt und geringe Abweichungen der Koleoptilen von der Vertikalen durch Verstellen der Klammer ausgeglichen. Geotropische Störungen wurden dadurch niemals verursacht.

### 4. Beseitigung störender Faktoren.

Außer der Lichtenergie beeinflussen noch zahlreiche andere Faktoren das Wachstum: am störendsten macht sich hier die Wirkung von Erschütterungen geltend. Diese verursachen stets eine starke Steigerung der Wachstumsgeschwindigkeit, wie schon Sierp (15, S. 122f.) beobachtet hat. — Daher war es nötig, bei der Aufstellung der Keimlinge zum Versuch sehr sorgsam zu Werke zu gehen und alle Stöße zu vermeiden. — Allerdings wird dieser Faktor dadurch für die Versuche unschädlich, daß man seine Wirkung spätestens nach einer halben Stunde bemerkt. Daraus ergibt sich auch die Dauer der notwendigen Vorbeobachtung.

An zweiter Stelle ist der Einfluß von Temperaturschwankungen zu nennen. Auf dessen Charakter wird später eingegangen werden, hier sei nur die Methode geschildert, mit der ich die Temperatur, soweit als nötig, konstant hielt:

Eine doppelwandige Sachssche Glasglocke diene als Trägheitsthermostat. Zur Einführung des Beobachtungsmikroskops war die Doppelwand in geeigneter Höhe durchbrochen und in das entstandene 6,5 cm weite Loch ein genau passender Glaszylinder eingekittet worden, der noch 1 cm weit ins Innere der Glocke ragte. (Dieser Vorsprung wurde zur Befestigung der später geschilderten Beleuchtungsvorrichtung benötigt.) — Als Füllmaterial für den Mantel diene am besten Wasser,

nachdem sich Vakuum als gänzlich ungeeigneter Schutz vor Wärmestrahlung erwiesen hatte<sup>1</sup>.

Das Stativ mit der Versuchspflanze stand auf einer 1 cm dicken, harten Filzplatte, welche auch nach unten hin Wärmeisolation sicherte, und geringe Erschütterungen des Tisches gut abdämpfte. — Darüber wurde die Glocke gestülpt.

Diese einfache Vorrichtung verhindert mit Sicherheit während der Versuchsdauer größere Temperaturunterschiede als  $0,5^{\circ}\text{C}$  im Innern der Glocke, selbst wenn, was im Winter gelegentlich vorkam, die Außentemperatur um  $2^{\circ}\text{C}$  schwankte.

Außerdem schützt die Glocke den Keimling sicher vor Schwankungen der Feuchtigkeit und vor der Verschlechterung der Luft im Versuchsraum durch die vom Beobachter ausgeatmete Kohlensäure.

Die Durchschnittsversuchstemperatur war  $19,5^{\circ}\text{C}$ . Sie ergab sich im Sommer von selbst, während des Winters mußte sie durch Ofenheizung erreicht werden. — Nur in einem Fall arbeitete ich bei höherer Temperatur, um deren Wirkung zu untersuchen. Dazu wurde die obere Grenze der durch Störung möglichen Temperatursteigerung im Versuchsraum gewählt:  $21,3^{\circ}\text{C}$ .

### 5. Die Lichtquellen.

Die Energie, deren Wirkung untersucht werden sollte, war das Licht, das elektrische Metallfadenlampen ausstrahlen. Die Intensität wurde durch passende Wahl der Leuchtstärken und der Entfernung vom Objekt geregelt, nicht, wie ursprünglich geplant, durch Regulierwiderstände, da auf diese Weise auch die Lichtqualität geändert worden wäre.

Es kamen zur Verwendung:

1. Eine »Wotan« Spiraldrahtlampe von 100 HK.
2. Eine »Osram« Metallfadenlampe von 32 HK.
3. Eine »Osram« Metallfadenlampe von 10 HK.

Die Richtigkeit der auf den Lampen angegebenen Leuchtstärken wurde photometrisch überprüft und dabei auch die räumliche Verteilung der Strahlung berücksichtigt (12).

<sup>1</sup> Später erfuhr ich, daß das günstigste Füllmaterial für derartige Zwecke 3% (HCl-freie)  $\text{CuCl}_2$ -Lösung ist. Diese soll schon in 1 cm dicker Schicht alle hier in Betracht kommende Wärmestrahlung restlos absorbieren (Herschkowitsch).

Die Art der Beleuchtung ergab sich aus der jeweiligen Versuchsanordnung. Die Lampe hing stets über der Thermostaten-glocke und war durch einen Metallkasten derartig abgeblendet, daß das Licht nur seitlich austreten konnte. — In berechneter Entfernung von der Pflanze stand bei Lichtwachstumsversuchen auf zwei gegenüberliegenden Seiten je ein Spiegel, bei Krümmungsversuchen war nur ein Spiegel seitlich angebracht; die Strahlen fielen in beiden Fällen senkrecht zur Beobachtungsachse ein.

Im Innern der Thermostatenglocke war auf dem schon erwähnten Vorsprung des eingeführten Glasrohrs eine Beleuchtungsvorrichtung aufgesetzt. Diese bestand im wesentlichen aus einer 5 cm langen, 6,5 cm weiten Messingröhre, die an der Unterseite mit einem Ausschnitt zum Einführen des Keimlings versehen war und seitlich je ein Fenster zur Aufnahme von Milchglas- oder Pappscheibchen besaß.

Zur Messung der Lichtwachstumsreaktion stand der Keimling zwischen zwei gleichmäßig durch die Spiegel erleuchteten Milchglasscheibchen, zur Bestimmung des Lichtkrümmungsverlaufes war ein Scheibchen durch eine schwarze Pappblende ersetzt, so daß die Beleuchtung nur mehr einseitig erfolgen konnte.

Jetzt war noch der Absorptionskoeffizient des ganzen Systems: Glasglocke + Wasserschicht + Milchglasscheibchen zu bestimmen. Dazu verfuhr ich folgendermaßen: die Glocke wurde über eine kleine, vorher ausphotometrierte Glühlampe derart gestülpt, daß diese die Stelle des Keimlings zwischen den Milchglasscheibchen einnahm. Jetzt wurde wieder photometriert und aus dem sich ergebenden Lichtverlust der Absorptionsfaktor berechnet. Er betrug für die sichtbare Strahlung 77,4 %, bis zum Keimling gelangten also nur 22,6 % des einfallenden Lichtes. — Wir setzen dabei willkürlich die Empfindlichkeit des Auges und des Keimlings gleich, doch zeigen die Kurven Blaauws (2, Taf. XXIII), daß dieses Verfahren bis zu einem gewissen Grade gestattet ist.

## 6. Das rote Licht.

Die Beobachtung der Keimlinge erfolgte beim roten Licht einer photographischen Dunkelkammerlampe; bei einer Licht-



stärke von 16 HK der eingesetzten Glühbirne ließ der Überfang Strahlung bis 610  $\mu\mu$  hindurch; die physiologische Brauchbarkeit war durchaus befriedigend, selbst bei mehrstündiger Einwirkung war niemals Krümmung der Keimlinge gegen die Lampe zu beobachten. — Zur Auswahl der Keimlinge im Dunkelschrank und zur Beleuchtung beim Schreiben diente mir eine elektrische Handlampe mit ebensolchem Überfang.

Selbst unter der Voraussetzung, daß das verwendete Beobachtungslicht das Wachstum beeinflußt (20), schien es mir richtiger, seine Wirkung dadurch konstant zu halten, daß ich es dauernd brennen ließ. — Jedenfalls verursacht diese Anordnung nie eine Störung, möglicherweise deshalb, weil die ultrarote Strahlung durch den Wassermantel fast vollständig absorbiert wird.

### 7. Die Feuchtigkeitsverhältnisse.

Grundbedingung für regelmäßiges Wachstum ist die gleichmäßige Wasserversorgung. Wie schon früher erwähnt, war mir das Guttieren der Keimlinge ein Maßstab für die optimale Erfüllung dieser Bedingung. Die relative Luftfeuchtigkeit im Arbeitsraum schwankte zwischen 60 und 75 %, in der Thermostateglocke war sie während des Versuchs etwa 10 % höher. Doch dürfte diese Größe kein Maßstab für die Verhältnisse beim Keimling selbst sein, da er sich ja neben einer freien Wasseroberfläche, dem Guttationstropfen, befand.

Nebenbei die seltsame Beobachtung, daß der Tropfen — selbst an der Spitze — nie durch die eigentlich zu erwartende Linsenwirkung Beleuchtungsdifferenzen und damit Krümmung hervorrief.

### 8. Die Messung des Reaktionsverlaufs.

Zu allen in diese Arbeit aufgenommenen Messungen benutzte ich ein älteres Horizontalmikroskop, dessen Vergrößerung durch Auseinanderschrauben des Objektivs verändert werden konnte. Die Okularskala hatte vorteilhafterweise sehr lange Teilstriche, wodurch ein zu häufiges Neueinstellen vermieden wurde. Die stets benutzte Vergrößerung war 55fach, ihr entsprach ein Wert von 17  $\mu$  für den Abstand zweier Teilstriche im Okular. — Der Objektabstand betrug 20 mm.

Als Maß für die Wachstumsgeschwindigkeit wurde die Zuwachsgröße in  $\mu$  pro Minute gewählt.

Bei der Bezeichnung des Krümmungsvorganges entschied ich mich für die Angabe der horizontalen Spitzenabweichung in  $\mu$  pro Minute. Dabei wird eigentlich ein Fehler gemacht, denn die praktisch gemessene Größe setzt sich aus dem sin. des Krümmungswinkels (Abb. 4, k) und der Horizontalprojektion des Zuwachswertes (Abb. 4, p) zusammen, doch bleibt diese letztere klein im Vergleich mit den Krümmungswerten. Daß ich den sin. des Krümmungswinkels messe, kommt mir bei der späteren Berechnung zugute.

Das günstigste Beobachtungsintervall war 5 Minuten. Dabei werden die Störungen durch den stoßweisen Reaktionsverlauf (Abb. 2, Intervall 1 Minute!) schon teilweise ausgeglichen, ohne daß die Einzelheiten des Vorganges verloren gehen. Außerdem mißt man in diesem Zeitraum schon so große Werte, daß das etwa notwendige Schätzen sehr erleichtert wird.

#### Das Magnet-Auxanometer.

Ich will noch einen anderen Weg beschreiben, den man zur Messung geringer Zuwachsgrößen einschlagen kann. — Ursprünglich ging ich von der Voraussetzung aus, daß man bei der Untersuchung von Lichtwirkungen auf die Pflanze auch jedes rote Licht ausschließen müsse und konstruierte dementsprechend — angeregt durch eine Beschreibung des Boseschen Auxanographen — ein Magnet-Auxanometer, das mir ermöglichte, das Wachstum der im Dunkeln aufgestellten Pflanze von einem Außenraum aus zu beobachten. — Es bestand im wesentlichen aus zwei Teilen (Abb. 1): ein ungleicharmiger Aluminiumhebel Mh war auf Schneiden ausbalanciert. Er ruhte infolge eines minimalen Übergewichtes, dessen Regulierung das Laufgewicht G gestattete, mit seinem kurzen Hebelarm auf dem Keimling Pfl. Die Auflagefläche bildete ein Deckgläschen. Am Ende des langen Hebelarms war ein leichtes, magnetisiertes Stahlstäbchen M befestigt.

Soweit stand der Apparat mit der Pflanze völlig im Dunkeln, und zwar derart, daß der Magnet in die Fensteröffnung der Dunkelkammer ragte, die für meinen Zweck mit schwarzer

Pappe W lichtdicht verschlossen war; nur an der Stelle gegenüber dem Magneten war die Pappwand durchbrochen und durch dünnes, aber völlig lichtdichtes Plattenpapier ersetzt.

Im Raum, der an die Dunkelkammer grenzte, befand sich der zweite Teil des Apparates. Genau gegenüber dem Magneten, nur durch das Papier von ihm getrennt, war ein leichtes, 1 cm langes Eisenhebelchen Sph leicht beweglich auf Schneiden gelagert. Seine Drehachse trug am einen Ende ein Spiegelchen,

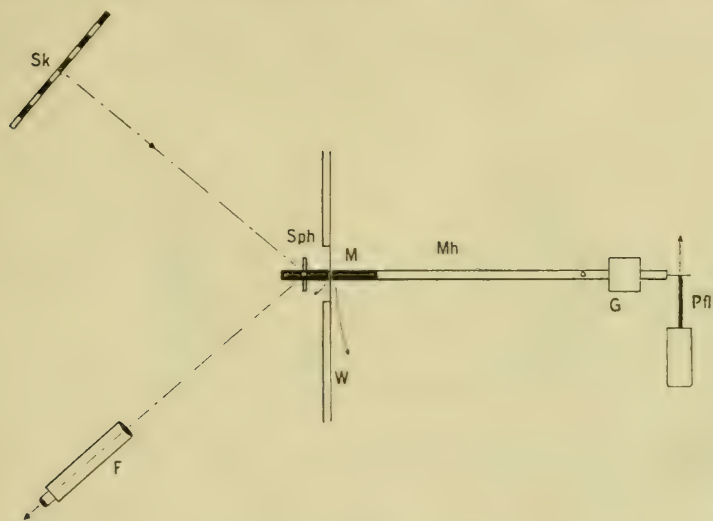


Abb. 1.

am anderen ein in Paraffinöl tauchendes Deckgläschen zur Dämpfung der Bewegung. Die Wirkungsweise ist folgende: durch das Wachstum der Pflanze wird der Magnethebel gedreht, der Magnet senkt sich und nimmt durch seine Anziehungskraft den Spiegelhebel im Außenraum mit. Dessen Drehung wird durch Poggendorfsche Spiegelablesung bestimmt ( $F$  = Ablesefernrohr,  $Sk$  = Skala) und ist nach empirischer Eichung das Maß für die Wachstumsgröße der Versuchspflanze<sup>1</sup>.

<sup>1</sup>) Zur Eichung dient am besten ein Mikrotom, das definierte Hebung des Keimlings erlaubt.

Durch die zweimalige Hebelübertragung und die Anwendung von Spiegelablesung wird leicht eine achthundertfache Vergrößerung erzielt. Der durchschnittliche Wachstumswert des Avenakeimlings von  $15 \mu$  pro Minute ergab in dieser Zeit eine Skalenverschiebung von 12 mm!

Dennoch war der geschilderte Apparat für meine Versuche nicht recht geeignet. Vor allem erwies sich der mir für diesen Zweck verfügbare Dunkelraum als für Spiegelablesung nicht erschütterungsfrei genug, auch verursachte das bei Erschütterungen auf der Koleoptilspitze vibrierende Deckgläschen Shockreaktionen; und endlich konnte ich bei meinen Versuchen die hohe Vergrößerungsmöglichkeit nicht voll ausnützen.

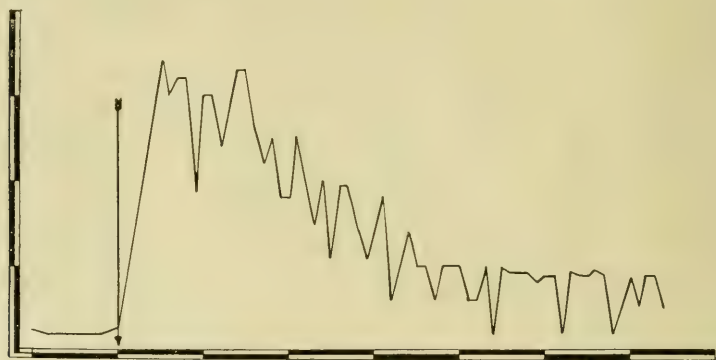


Abb. 2.

Weil ich aber glaube, daß mein Apparat für andere Untersuchungen, vielleicht in abgeänderter Form, von Nutzen sein könnte, habe ich auf seine Beschreibung nicht verzichtet. Ich füge auch eine mit ihm aufgenommene Kurve bei, die die Wirkung kräftigen Gießens auf einen vorher trocken gehaltenen Keimling veranschaulicht (Abb. 2). Vgl. auch Sierp 13, S. 650.

### Der Zeichenapparat.

Da mir daran lag, den Krümmungsverlauf auch bildlich darzustellen, wandte ich mich an die Zeiß-Werke um Rat, wo mir dank der Liebenswürdigkeit des Herrn Dr. Köhler folgender, sehr brauchbarer Apparat zusammengestellt wurde, der bequemes Zeichnen selbst bei schwachem roten Licht er-



möglichst (Abb. 3). Am Ende einer langen optischen Bank ist ein mikrophotographisches Objektiv »Planar 75 mm« aufgestellt, das ein vergrößertes Bild des Keimlings auf ein System von zwei 23 cm Kondensoren wirft. Die Planfläche der hinteren Linse ist Bild- und Zeichenebene; — um sie in größter Helligkeit zu sehen, mußte man sie von ihrem Augenpunkt aus betrachten, dessen Lage deshalb durch einen Blendenring fixiert war.

Durch geeignete Wahl des Abstandes zwischen Planar und Kondensor lassen sich leicht verschiedene Vergrößerungen einstellen.

Als Zeichenfläche benutzte ich möglichst durchsichtiges Pauspapier, das mit niedrigschmelzendem Paraffin an die Linsenfläche angeklebt war.

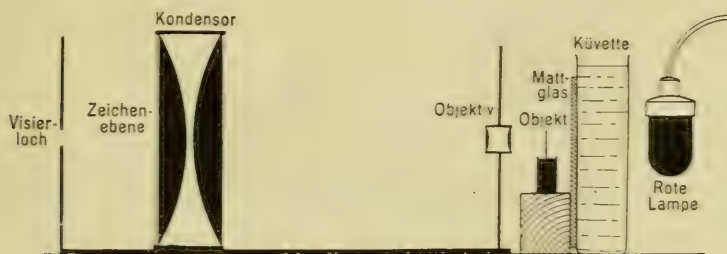


Abb. 3.

Eine der erwähnten roten Lampen beleuchtete durch Wasserküvette und Mattglas hindurch den Keimling in der Richtung der optischen Achse und entwarf auf der Zeichenfläche sein scharfes Schattenbild, dessen Konturen in bestimmten Zeitabständen mit Bleistift nachgezogen wurden. — Das Reizlicht fiel natürlich senkrecht zur optischen Bank ein.

Die ganze Einrichtung entspricht einem zusammengesetzten Mikroskop, dem die Augenlinse des Okulars fehlt.

### 9. Der Versuchsraum.

Die Untersuchungen wurden in zwei verschiedenen Dunkelmöbelen ausgeführt. Für die Vorversuche diente eine kleine, durch Ausbau einer Zimmerecke gewonnene Dunkelkammer im ersten Stockwerk des Institutsgebäudes. Sie zeigte erstaunliche thermische Konstanz, ihr Hauptfehler dagegen war neben allzu

geringer Geräumigkeit, daß sie allen Erschütterungen des Hauses nachgab. Daher konnte hier das Magnet-Auxanometer auch nicht zur vollen Wirkung gelangen.

Unterdessen war ein Kellerraum des Instituts als physiologische Dunkelkammer ausgebaut worden, wo ich nun alles zum bequemen Arbeiten Nötige vorfand: Heiz- und Ventilationsanlage und eine Schalttafel. Vor allem war ich durch den Zementboden vor allen Erschütterungen gesichert. Gasleitungen waren vermieden worden. Das für den Zeichenapparat benötigte Paraffin wurde auf einer elektrischen Heizplatte geschmolzen.

### III. Die Versuche.

#### Vorbemerkungen.

Wie schon in der Einleitung gesagt worden war, suchte ich der Lösung des Problems dadurch näher zu kommen, daß ich die Beziehung zwischen Lichtkrümmung und Lichtwachstumsreaktion in Parallelmessungen untersuchte.

Der Arbeitsplan war folgender: durch geeignete Wahl der Lichtmenge und der Beleuchtungsart mußte eine Anzahl voneinander möglichst verschiedener Formen der Lichtwachstumsreaktion erhalten werden, worauf zu prüfen war, wie unter den gleichen Bedingungen die Lichtkrümmung verlief.

Danach ergaben sich acht Versuchsserien, jede aus je zehn, resp. fünf Einzelmessungen des Wachstums- und des Krümmungsverlaufs bestehend. Der Durchschnitt zeigte dann den mehr oder weniger objektiven Verlauf der Reaktion an. Die Versuchsdauer war so bemessen, daß wenigstens ein klarer Scheitelpunkt der stets wellenförmig verlaufenden Bewegungskurve beobachtet werden konnte.

Noch eine kurze Erklärung der Tabellen: die Wachstumskurven sind mit »W«, die Krümmungskurven mit »K« bezeichnet. In beiden ist die Bewegungsgeschwindigkeit in  $\mu$  pro Minute eingetragen. — Als Nullinie gilt für die »K«-Kurven die Krümmungsgröße vor der Reaktion. (Völlig vertikal wachsende Keimlinge sind überaus selten.)

Die Bezugslinie für die Berechnung der Wachstumsdifferenz wird durch die von der großen Periode bedingte Zuwachsteigerung von  $\sim 5\%$  pro Stunde bestimmt.

Der Ordinatenmaßstab der »K«-Kurven ist gegen den der »W«-Kurven auf  $\frac{1}{5}$  verkleinert.

Abwärts gerichteter Pfeil ↓ = »Licht an«.

Aufwärts „ „ ↑ = »Licht aus«.

In der graphischen Darstellung fällt ↓ mit der Ordinate zusammen, in Tabelle I der Belichtungszeit entsprechend auch ↑.

### 1. Erste Serie. 200 MKS. Keimling vollbelichtet. (Tabelle I.)

In dieser ersten Reihe sollte eine Energiemenge zur Anwendung kommen, die die sogenannte erste positive Krümmung



Tabelle I, graphisch.

der Avenakoleoptile verursacht. Dementsprechend wählte ich 200 MKS mit dem Zeitfaktor 6". Die Versuchstemperatur war durchschnittlich 19,7° C, die Keimlingslänge betrug 25 mm, eine Größe, bei der die Pflänzchen am gleichmäßigsten reagieren.

Betrachten wir nun den in Tabelle I wiedergegebenen Reaktionsverlauf: die »W«-Kurve bleibt die erste halbe Stunde nach erfolgter Belichtung ziemlich unverändert. Dann aber beginnt der Zuwachswert beträchtlich abzusinken und erreicht nach 80 Minuten ein Minimum von 64,5% des Ausgangswertes.

Tabelle I. 200 MKS.  
Durchschnittskeimlinglänge: 25 mm. Durchschnittstemperatur: 19,7° C.  
W.

Nr.	0	↑	5	10	15	20	25	30	35	40	45
126	20,4		20,4	15,3	15,3	15,3	13,9	18,3	22,1	22,1	17,0
127	24,6		26,5	25,5	25,8	26,9	27,2	27,2	27,2	32,3	28,2
128	18,7		18,7	22,1	23,8	27,2	27,2	27,2	22,1	22,8	23,1
129	17,0		17,0	16,0	17,7	17,3	20,4	17,0	17,0	15,3	10,2
130	25,5		17,0	13,6	20,4	25,5	29,6	26,5	20,4	23,8	34,0
132	17,0		13,6	15,3	15,3	15,3	18,7	20,4	17,7	19,7	17,7
133	18,7		17,0	17,0	17,0	18,7	20,4	19,7	17,7	20,4	17,0
139	23,8		23,8	20,4	22,1	19,0	17,3	22,3	18,0	17,0	18,0
140	27,2		27,2	30,6	34,0	30,6	26,5	26,1	27,2	27,2	23,8
141	23,8		23,8	20,4	18,7	17,0	15,6	20,0	17,0	18,7	19,7
$1/_{10} \Sigma$	21,66		20,50	19,62	21,01	21,28	21,68	22,47	20,64	21,93	20,87

Nr.	50	55	60	65	70	75	80	85	90
126	18,7	13,6	10,2	10,2	13,6	15,3	10,2	11,9	16,0
127	26,2	27,2	27,2	23,8	23,8	22,1	25,5	25,5	27,2
128	20,4	22,1	18,7	20,4	18,7	18,7	14,3	14,6	5,3
129	9,5	5,1	3,0	2,3	2,0	3,4	3,4	4,1	6,1
130	30,6	23,8	20,4	27,2	25,5	22,1	22,1	28,9	34,0
132	17,7	17,0	16,3	13,6	14,3	11,9	11,9	13,6	10,7
133	20,4	20,4	18,7	18,7	17,0	13,6	8,5	15,3	13,6
139	18,0	17,0	20,4	18,7	17,0	13,6	17,0	20,4	20,4
140	25,5	23,8	25,5	27,2	23,8	20,4	17,0	17,3	20,4
141	17,0	17,0	17,0	5,3	11,9	11,9	10,2	8,5	8,5
$1/_{10} \Sigma$	20,40	18,70	17,74	17,74	16,76	15,30	14,01	16,01	17,17

K.

Nr.	0	↑	5	10	15	20	25	30	35	40	45
119	20,4—		20,4—	13,6—	6,8—	0	20,4+	17,0+	20,4+	23,8+	27,2+
120	34,0+		30,4+	20,4+	17,0+	3,4+	3,4+	10,2+	10,2+	13,6+	34,0+
121	17,0—		20,4—	20,4—	30,6—	34,0—	34,0—	27,2—	20,4—	10,2—	13,6+
122	6,8—		10,2—	17,0—	23,8—	17,0—	17,0—	13,6—	6,8—	3,4—	0
123	57,8—		37,4—	47,4—	68,0—	74,8—	57,8—	20,4—	13,6+	57,8+	64,6+
134	27,2—		17,0—	27,2—	40,8—	47,6—	20,4—	3,4—	10,2+	23,8+	34,0—
135	0		13,6+	6,8+	6,8—	20,4—	30,6—	34,0—	30,6—	30,6—	20,4—
136	30,6—		23,8—	13,6—	17,0—	10,2—	23,8—	30,6—	30,6—	20,4—	6,8+
137	13,6+		3,4+	0	6,8+	0	6,8—	17,0—	8,5—	5,1+	10,2+
138	13,6+		0	10,2+	17,0+	17,0+	20,4—	20,4+	17,0+	10,2+	17,0+
$1/_{10} \Sigma$	-9,9		-8,2	-10,2	-15,3	-18,4	-18,7	-9,9	-2,6	+7,0	+18,7

Nr.	50	55	60	65	70	75	80	85	90
119	34,0+	44,2+	54,4+	64,6+	78,2+	74,8+	78,8+	71,4+	64,6+
120	51,0+	78,2+	54,4+	68,8+	64,6+	61,2+	40,8+	23,8+	20,4+
121	54,4+	88,4+	98,6+	54,4+	17,0+	30,6+	34,0+	17,0+	34,0—
122	0	3,4+	17,0+	27,2+	37,4+	44,2+	54,4+	57,8+	34,0+
123	51,0+	34,0+	34,0+	37,4+	27,2+	13,6+	10,2+	6,8+	20,4+
134	51,0+	64,6+	68,0+	95,2+	88,4+	91,0+	74,0+	113,6+	102,0+
135	6,8—	57,8+	85,0+	102,0+	102,0+	102,0+	122,4+	142,8+	119,0+
136	27,2+	34,0+	40,8+	54,4+	68,0+	68,0+	81,6+	71,4+	74,8+
137	17,0+	27,2+	34,0+	27,2+	23,8+	20,4+	17,0+	13,6+	10,2+
138	34,0+	47,6+	40,8+	44,2+	54,4+	57,8+	31,0+	47,6+	44,2+
$1/_{10} \Sigma$	+31,3	+47,9	+52,7	+57,5	+56,1	+56,4	+54,4	+56,6	+45,6



worauf er wieder, etwa symmetrisch zur bisherigen Abnahme, ansteigt.

Der Vorgang wurde noch weitere 10 Minuten verfolgt, so daß sich eine Versuchsdauer von 90 Minuten ergab.

In der Literatur findet sich bei Sierp (15, S. 132ff.) eine vergleichbare Wachstumskurve, die etwa denselben Charakter zeigt, wenn auch mit kleinen zeitlichen Verschiebungen, welche aber vielleicht den doppelt so großen Beobachtungsintervallen zuzuschreiben sind. — Vogt (18, S. 214) fand, wohl, weil er von oben beleuchtete, bei Lichtmengen unter 1880 MKS seltsamerweise überhaupt keine klare Reaktion.

Die Krümmung verläuft unter den gleichen Bedingungen folgendermaßen: zuerst erfolgt eine geringe negative „Schreck“-Bewegung, die ihr Maximum von  $8,8 \mu$  pro Minute 25 Minuten nach erfolgter Belichtung erreicht. In den nächsten 5 Minuten kommt sie aber schon zum Stillstand und jetzt setzt dann die starke positive Krümmung ein, die das bei dieser Lichtmenge schon bekannte Endkrümmungsbild verursacht. — Diese positive Bewegung zeigt kein scharfes Maximum, die 65 Minuten nach der Belichtung erreichte Größe von  $67,4 \mu$  pro Minute wird 20 Minuten lang etwa beibehalten, und erst dann beginnt ein dem früheren Anstieg symmetrischer Abfall.

### Der Vergleich.

Schon ein flüchtiger Blick läßt erkennen, daß die beiden Kurven der Tabelle I symmetrisch zueinander verlaufen. Einem Anstieg der Krümmungsbewegung entspricht ein Abfall der Wachstumsgeschwindigkeit und umgekehrt. Dieser Charakter war nach der Blaauwschen Theorie zu erwarten, wenn man bedenkt, daß bei der Avenakoleoptile die dem Licht zugekehrte Seite auch die stärker beleuchtete ist. Soll eine positive Krümmung erfolgen, so muß die Lichtseite ihr Wachstum gegenüber dem der Schattenseite verzögern. Dementsprechend wird allseitige Beleuchtung die allgemeine Wachstumsgeschwindigkeit vermindern. — Daraus ergibt sich auch die beobachtete Symmetrie der Kurve.

Es findet sich allerdings eine kleine Ungenauigkeit in der Übereinstimmung: der ersten negativen Phase des Krümmungs-

verlaufs entspricht kein klarer Anstieg des Wachstums. Doch schreibe ich diesen Umstand der vielleicht immer noch zu geringen Zahl der zur Statistik verwendeten Einzelversuche zu. Wenn man nämlich meiner Krümmungskurve die Sierpsche Wachstumskurve gegenüberstellt, ergibt sich völlige Übereinstimmung.

Nun wollen wir noch einen Schritt weiter gehen und die quantitative Übereinstimmung untersuchen. — Schon Blaauw (4, S. 524) hat bei *Helianthus* eine Berechnung der nach seiner

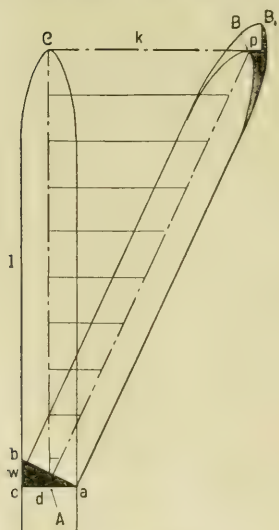


Abb. 4.

Wachstumsreaktion zu erwartenden Krümmung angestellt. Er geht dabei von den bekannten Größen: Dicke der sich krümmenden Keimpflanze und Wachstumsdifferenz ihrer Licht- und Schattenseite aus (letztere war nach dem Lichtabfall im Innern des Organs berechnet worden), und sucht den aus ihnen zu erwartenden Krümmungswinkel zu ermitteln.

Ich glaubte bei *Avena* einfacher vorgehen zu dürfen: wie sich aus der zeichnerischen Wiedergabe des Krümmungsverlaufs ergibt, beginnt die Reaktion keineswegs immer mit einer Spitzendeformation (Arisz I, S. 52). Ich glaubte im Gegenteil beobachtet zu haben, daß der Vorgang stets mit einer »gerichteten« Nutation einsetzt, und diese bleibt während der ersten 90 Minuten Charakter der Krümmung<sup>1</sup>; der Erfolg ist daher ein fast scharnierartiges Umknicken des Spitzenteils. — Das würde bei stärkerer Vergrößerung vielleicht auch aus den Ariszschen Wiedergaben hervorgehen.

So ergab sich folgende Berechnung: in Fig. 4 ist die erste Krümmungsphase schematisch und stark übertrieben wiedergegeben. Es bedeutet:

<sup>1</sup>) Vgl. dazu auch H. Lundegårdh: Über Beziehungen zwischen Reizgröße und Reaktion bei der geotropischen Bewegung und über den Autotropismus. Botaniska Notiser. 1918. S. 93.

$k$  = die horizontale Spitzenabweichung,

$w$  = die Wachstumsdifferenz von Licht und Schattenseite,

$d$  = die Dicke der Koleoptile,

gesucht:  $l$  = die Entfernung der Krümmungsstelle von der Spitze.

(Alle vier Größen sind durch Messung zu ermitteln. Es bleibt uns überlassen, welche von ihnen wir rechnerisch aus den übrigen drei gemessenen bestimmen wollen.)

Aus diesen Strecken setzen sich zwei ähnliche Dreiecke  $ABC$  und  $abc$  zusammen. Daher können wir die Proportion aufstellen:

$$\frac{1}{k} = \frac{d}{w} \text{ daraus } l = \frac{kd}{w}. \text{ — Jetzt wird auch klar, welchen Vor-}$$

teil man dadurch gewinnt, daß man den Sin. des Krümmungswinkels  $k$  mißt. — Es ist noch auf den Fehler hinzuweisen, den man bei der Konstruktion beider Dreiecke begangen hat. Im großen Dreieck setzen wir statt der Strecke  $k$  in die Rechnung den Wert  $k + p$  ein, im kleinen Dreieck dagegen ist die Strecke  $w$  zu groß eingezeichnet: doch zeigt selbst die stark übertriebene Zeichnung, wie klein diese Abweichungen sind.

Ich will nun zur Probe in die oben gefundene Formel die Werte der ersten Versuchsserie einsetzen.

Die Summe der Wachstumserniedrigung im Laufe von 90 Minuten, vom Zeitpunkt der Belichtung an, ergibt unter Berücksichtigung des normalen, durch die große Periode bedingten Anstiegs der Zuwachsgröße den Wert von  $314 \mu$ .

Die in diesem Zeitraum gemessene horizontale Spitzenabweichung betrug  $2893 \mu$ .

Die durchschnittliche Dicke einer Koleoptile kann man mit  $1400 \mu$  annehmen.

Diese Zahlen setzen wir in unsere Formel ein und erhalten:

$$l = \frac{2893 \cdot 1400}{314} \mu = 12998 \mu \cong 13 \text{ mm.}$$

Dies ist ungefähr die mittlere Entfernung des Krümmungs-ortes von der Spitze, wie ich aus zahlreichen Messungen ersehen konnte. — Tatsächlich wird in diesem Fall der Wert rechnerisch zu hoch gefunden. Das ist folgendem Umstand zuzuschreiben: die schon erwähnte Ungenauigkeit in der Bestimmung des Horizontalabstandes macht den Zähler des Bruches zu groß.



Nun kann unter Umständen noch ein zweiter Fehler unterlaufen: die Wachstumsdifferenz wird stets so berechnet, als ob die Schattenseite ihr Dunkelwachstum beibehielte. Das ist nun bei Reaktionen, die durch geringe Lichtmengen verursacht werden, wohl tatsächlich der Fall, etwa deshalb, weil das die Schattenseite erreichende Licht nicht mehr den Schwellenwert besitzt. — Bei größeren Energien jedoch müßte eine derartige Berechnung falsche Resultate liefern. Das ist aber nicht der Fall, und zwar aus folgendem Grunde: die zuletzt geschilderte Störung beeinflußt den Wert des Nenners unserer Formel. Wir setzen durch Nichtbeachtung der auch die Schattenseite betreffenden Wachstumshemmung den Differenzwert zu groß ein. Infolgedessen ist jetzt Zähler und Nenner gleichsinnig geändert, die Fehler kompensieren einander ungefähr.

So erklärt es sich, daß unsere Rechnung bei geringen Lichtstärken schlechter stimmt als bei mittleren.

Endlich könnte man noch an Störungen durch den Geotropismus denken (Arisz 1). Dieser Faktor kann sich tatsächlich am Ende meiner Versuche, wenn der Ablenkungswinkel groß genug geworden ist, störend bemerkbar machen.

Ihm ist es wahrscheinlich zuzuschreiben, daß die Übereinstimmung der Kurven mit zunehmender Versuchsdauer abnimmt. — Dagegen wäre es natürlich fehlerhaft, den Kurvenverlauf der Krümmung dem Geotropismus zuzuschreiben. Denn wir erhalten ja die entsprechenden Phasen auch in unserer Wachstumsmessung, die ja nicht dem Einfluß veränderter Schwererichtung unterliegt. — Wenn Arisz (1, S. 57) den Krümmungsverlauf, der sich bei Kompensation der Schwerkraft ergab, ganz geradlinig ansteigend fand, so liegt das daran, daß das Beobachtungsintervall volle 40 Minuten betrug. Was für eine Lichtwachstumsreaktion würde man mit derartigen Ablesungszeiten erhalten haben!

Ich will den geschilderten Berechnungen aber nur so viel Wert beimessen, als sie zeigen, daß die Lichtwachstumsreaktion auch quantitativ, wenigstens der Größenordnung nach, der Lichtkrümmung entspricht.



## Zweite Serie 50000 MKS. Keimling vollbelichtet. (Tabelle II.)

Für die zweite Versuchsreihe wollte ich ursprünglich eine Lichtmenge wählen, welche die von Arisz (1) und Clark (7) geschilderte negative Krümmung verursacht. Doch fand ich, daß sich dieses Reaktionsgebiet durchaus nicht zu quantitativen Bestimmungen eignete. Außer in einer geringen Zahl gelungenener Versuche blieb die negative Bewegung teils ganz aus, teils war sie nur ein kurzes Zwischenstadium. Es wäre möglich,

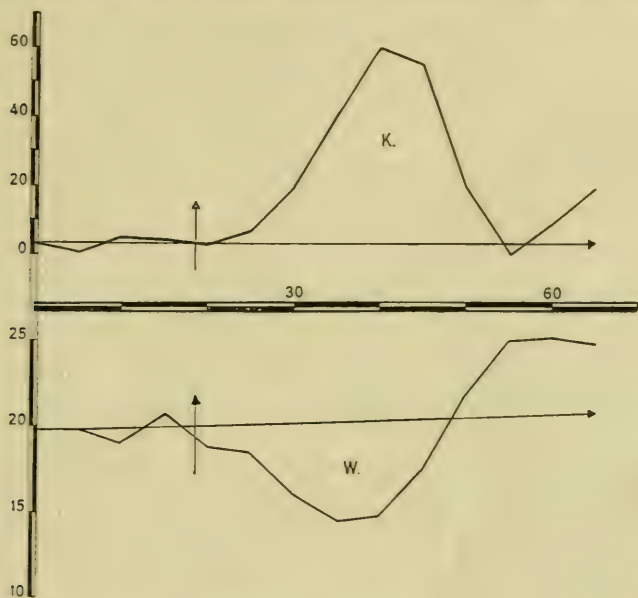


Tabelle II, graphisch.

daß dieses unerwartete Verhalten mit einer physiologischen Eigenart meiner Haferrasse zusammenhängt.

Daher entschied ich mich für den Bereich der sogenannten zweiten positiven Krümmung und wählte dementsprechend die Energiemenge von 50000 MKS mit dem Zeitfaktor 18' 15'', die bei meinen Keimlingen stets gleichmäßige positive Reaktion zur Folge hatte. Versuchstemperatur war durchschnittlich 18,6°C, Keimlingslänge 26,3 mm.

Hier finden wir nun ein bedeutend schärferes Reaktionsbild als im ersten Fall. Die Wachstumskurve hat etwa den

Tabelle II. 50 000 MKS.

Durchschnittskeimlingslänge: 26,3 mm. Durchschnittstemperatur: 18,6° C.  
K.

Nr.	0	5	10	15	↑	20	25	30
82	14,6—	34,0—	27,0—	44,0—		37,0—	34,0—	7,0—
81	34,0—	17,0—	7,0+	0		10,2+	47,0+	71,0+
86	10,2+	3,4+	6,8+	44,0+		68,0+	58,0+	65,0+
90	27,0+	17,0+	20,4+	17,0+		24,0+	37,0+	41,0+
103a	3,4+	0	6,7—	6,7—		10,2—	6,7—	6,7—
104	6,7+	6,7+	13,6+	0		24,0—	37,4—	18,7—
105	11,9+	24,0+	44,2+	47,6+		37,4+	20,4+	17,0+
106	6,8+	3,4+	6,8+	3,4+		0	3,4—	10,2+
107	30,6+	17,0+	3,4—	6,8—		17,0—	10,2—	3,4+
108	13,6—	13,6—	13,6—	17,0—		17,0—	3,4—	10,2+
$1/10 \Sigma$	+3,4	+0,7	+4,8	+3,8		+3,4	+6,7	+18,5

Nr.	35	40	45	50	55	60	65
82	20,4+	44,0+	20,4+	17,0—	34,0—	20,4—	7,0—
81	112,0+	128,0+	78,0+	7,0+	10,2+	41,0+	30,6+
86	82,0+	71,0+	3,4+	75,0—	51,0—	27,0+	68,0+
90	58,0+	88,0+	82,0+	34,0+	30,6+	58,0+	61,0+
103a	3,4+	6,7+	24,0+	30,6+	27,0+	17,0+	17,0+
104	18,7+	51,0+	68,0+	58,0+	3,4+	24,0—	18,7—
105	34,0+	58,0+	68,0+	6,8+	47,6—	37,4—	13,6—
106	44,2+	78,0+	92,0+	68,0+	10,2+	17,0—	27,0—
107	10,2+	13,6+	34,0+	51,0+	61,0+	47,6+	47,6+
108	34,0+	58,0+	78,2+	37,4+	5,1—	3,4—	28,7+
$1/10 \Sigma$	+41,7	+59,6	+54,8	+20,1	+0,5	+8,8	+18,7

W.

Nr.	0	5	10	15	↑	20	25	30
80	22,1	20,4	19,4	24,8		20,4	22,1	17,3
91	19,0	18,4	17,3	20,1		18,7	17,0	15,6
94	18,7	20,4	17,0	20,4		15,3	15,3	11,9
95	15,3	13,6	13,6	12,2		13,2	13,6	15,3
96	20,4	18,7	20,4	20,4		18,7	17,0	13,6
97	18,7	20,4	20,4	23,8		22,1	22,1	18,7
99	25,5	25,5	20,4	22,1		20,4	20,4	15,3
100	18,7	20,4	21,1	22,1		18,7	20,4	17,0
101	21,1	20,4	20,4	20,4		20,4	20,4	18,7
102	17,0	18,7	20,4	20,4		18,7	17,0	15,3
$1/10 \Sigma$	19,7	19,7	19,0	20,7		18,7	18,5	15,9

Nr.	35	40	45	50	55	60	65
80	17,0	20,4	32,0	35,7	30,6	27,0	20,4
91	16,3	17,0	20,7	27,9	28,9	26,5	25,5
94	10,2	8,5	10,2	15,3	20,4	27,2	30,6
95	14,3	13,6	16,0	14,3	18,4	19,0	25,2
99	13,6	12,9	16,0	25,5	30,6	32,3	28,9
97	13,6	12,6	12,6	15,6	20,4	22,1	20,4
99	13,6	15,3	17,0	27,2	30,6	30,6	27,2
100	17,0	13,9	16,7	17,7	24,8	19,0	18,4
101	17,0	17,0	17,3	20,1	22,4	25,2	27,0
102	12,6	15,6	16,0	18,7	23,0	23,0	25,5
$1/10 \Sigma$	14,5	14,7	17,5	21,8	25,0	25,2	24,9

Charakter einer Kosinuslinie. Deutlicher Reaktionsbeginn wurde 17 Minuten nach Einsetzen der Lichtwirkung bemerkt, nach weiteren 18 Minuten war ein Minimum von 26 % des Ausgangswertes erreicht. Die sich anschließende Aufwärtsbewegung fand 60 Minuten nach erfolgter Belichtung ihr Maximum, das die ursprüngliche Größe um 28 % übertraf, worauf sie ihre Richtung umkehrte und einem zweiten Minimum zustrebte.

Dies ist die bekannteste Form der Lichtwachstumsreaktion. Wir finden ihre Beschreibung bei Vogt und später bei Sierp (18, S. 208 für 90000 MKS und 15, S. 142 für 40000 MKS), der ihren wellenförmigen Verlauf durch die Annahme einer doppelten Wirkungsweise des Lichtes zu erklären versuchte.

Mich interessierte aber an ihr vielmehr die Frage, wie die starke Wachstumssteigerung nach dem ersten Minimum in der entsprechenden Krümmungsphase zum Ausdruck kommen würde, man mußte nämlich nach einer anfänglich positiven Krümmung eine völlige Umkehr der Bewegung erwarten, eine Annahme, die zuerst paradox schien und die Sierp dazu führte, den Einfluß dieser ersten Reaktionsphasen auf den Krümmungsverlauf zu leugnen (15, S. 168).

Betrachten wir nun das Krümmungsbild der Tabelle II: auch hier wird die Reaktion etwa zur selben Zeit sichtbar wie in der Wachstumskurve, 20 Minuten nach Einsetzen der Lichtwirkung beginnt der Keimling sich in zunehmender Geschwindigkeit positiv zu krümmen und diese Bewegung erreicht ihren Höhepunkt nach weiteren 20 Minuten mit einer Größe von  $56,2 \mu$  pro Minute. Und nun kehrt sich der Vorgang tatsächlich um: die Krümmungsgeschwindigkeit nimmt rapide ab und hat 15 Minuten nach ihrem positiven Maximum schon den negativen Wert von  $-3,9 \mu$  pro Minute. Nach diesem Minimum kehrt die Kurve, ihrem Sinuscharakter entsprechend, die Richtung abermals um.

Wir finden also auch in diesem Energiebereich Übereinstimmung zwischen Lichtwachstumsreaktion und Krümmung. Nur in der letzten Versuchsphase wird sie ungenau. Hier wäre dem starken Ansteigen der Wachstumskurve entsprechend eine stärkere negative Krümmung zu erwarten gewesen, als die Messung tatsächlich ergeben hat, ein Fehler, der vielleicht in der geotropischen Gegenwirkung seine Ursache hat.

Dagegen stimmt die Berechnung des Krümmungsortes hier wieder sehr gut, wenn wir von der erwähnten fehlerhaften Zone absehen wollen. Unter Benutzung der angegebenen Formel finden wir die Spitzenentfernung im Krümmungsmaximum mit 14 mm, die Durchschnittsmessung ergibt 13 mm. Der Fehler beträgt also nicht ganz 8 %!

### Dritte Serie 12,8 MK Dauerlicht, Keimling voll belichtet. (Tabelle III.)

Die nächste Untersuchung galt dem Verlauf von Wachstum und Krümmung im Dauerlicht. Die Lichtstärke betrug dabei

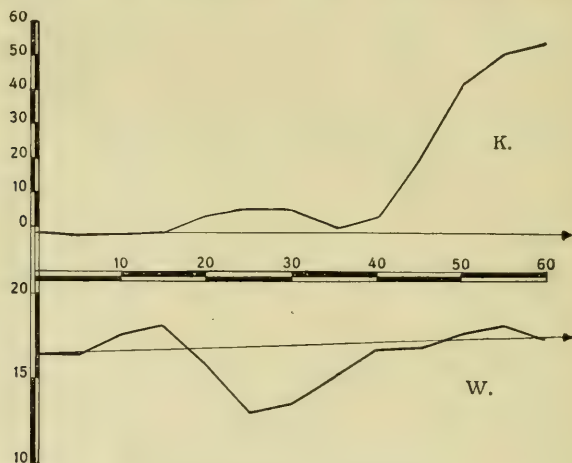


Tabelle III, graphisch.

12,8 MK, die Durchschnittstemperatur  $19,9^{\circ}$  C, Durchschnitts-keimlingslänge 25 mm.

Hier werden die Reaktionsbilder beider Bewegungen wieder unschärfer, zahlenmäßiger Vergleich wird ganz unmöglich. Wir können nur feststellen, daß dem Minimum in der Wachstumskurve 25 Minuten nach einsetzender Lichtwirkung in der Krümmungskurve qualitativ ein kleines Maximum entspricht. Hier hört aber die Vergleichbarkeit auf.

Ich nahm an, daß das Ausbleiben der bisher gefundenen Gesetzmäßigkeit auf den wesentlich höheren Zeitfaktor des Reizmengenproduktes zurückzuführen sei. Denn die hier angewandte Gesamtenergiemenge von 46100 MKS (während des



Tabelle III. 12,8 MK Dauerlicht.  
Durchschnittskeimlänge: 25 mm, Durchschnittstemperatur: 19,0° C.

Nr.	0	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60
37	19,8	23,0	19,0	17,0	11,0	4,4	4,0	5,9	12,1	18,7	17,6	14,3	12,1
63	13,6	13,6	12,9	11,2	9,9	8,5	10,2	10,2	11,9	13,9	18,4	18,7	17,7
64	15,3	13,6	17,0	25,5	18,7	13,6	18,7	27,0	34,0	32,3	30,6	40,8	30,6
163	18,7	17,0	18,7	13,6	11,9	11,9	11,9	13,6	13,6	10,2	13,6	11,9	17,0
164	20,4	20,4	20,4	20,4	22,1	20,4	17,0	17,0	17,0	17,0	17,0	17,0	15,3
165	6,8	6,8	8,5	7,8	7,5	4,1	4,4	4,8	3,7	1,7	2,4	3,4	6,1
166	17,0	17,0	22,1	20,4	18,7	15,3	16,0	16,3	16,8	15,0	18,0	17,0	17,0
167	20,4	18,7	18,7	22,1	20,4	18,7	15,3	17,0	17,0	17,0	18,7	18,7	20,4
168	12,2	16,7	22,1	22,1	17,0	12,6	15,3	17,0	18,7	18,0	17,0	15,3	13,6
169	20,4	17,0	20,4	20,4	20,4	20,4	22,1	22,1	22,1	22,8	23,1	23,8	22,1
$\frac{1}{10} \Sigma$	16,5	16,4	17,6	18,1	15,9	13,0	13,5	15,1	16,7	16,7	17,6	18,1	17,2

K.

Nr.	0	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60
173	6,8+	37,4+	30,6+	13,6+	6,8—	10,2—	0	6,8+	6,8+	20,4+	54,4+	78,2+	98,6+
174	0	40,8—	40,8—	37,4—	0	10,2+	6,8—	17,0—	10,2—	10,2+	37,4+	54,4+	64,6+
175	10,2—	20,4—	17,0—	3,4—	3,4+	3,4—	0	6,8+	10,2+	23,8+	40,8+	54,4+	47,6+
176	10,2+	13,6—	10,2—	0	6,8+	3,6+	17,0+	23,8+	37,4+	67,8+	64,9+	61,2+	61,2+
177	30,0—	20,4—	27,2+	51,0+	57,8+	04,6+	34,0+	23,8+	3,4—	13,6—	47,6+	64,6+	57,8+
178	23,8+	20,4+	6,8+	10,2+	23,8+	23,8+	6,8+	20,4—	34,0—	34,0—	20,4—	10,2—	17,0—
179	23,8—	10,2—	10,2+	20,4+	3,4+	27,2—	44,2—	37,4—	27,2—	23,8—	10,2—	20,4+	54,4+
180	27,8+	10,2+	34,0—	51,0—	10,2—	34,0+	27,2+	27,2—	17,0—	51,0+	71,4+	54,4+	57,8+
181	17,0—	27,8—	20,4—	10,2—	23,8—	17,0—	6,8—	3,4—	10,2+	37,4+	61,2+	71,4+	64,6+
182	10,2—	34,0+	20,4+	13,6—	47,0—	27,2—	20,4+	34,0+	51,0+	68,0+	68,0+	57,8+	44,2+
$\frac{1}{10} \Sigma$	—2,3	—3,1	—2,7	—2,0	+2,7	+5,1	+4,8	—1,0	+2,4	+19,7	+41,5	+50,7	+53,1

einstündigen Versuchs) unterscheidet sich nur unwesentlich von den 50000 MKS der vorigen Reihe. — Während der langen Lichtwirkung trat vermutlich bereits Adaptation ein, die die Gültigkeit des Reizmengengesetzes aufhebt. Außerdem nahmen wohl auch sonst unbeteiligte Zonen an der Reaktion teil<sup>1</sup>.

Schließlich macht sich im Dauerlicht noch eine neue Störung bemerkbar: mit zweiseitiger Beleuchtung erhält jede Flanke des Keimlings mehr Licht als mit entsprechender einseitiger; mit diesem schwer zu übersehenden Faktor hatten wir aus einem schon einmal erwähnten Grund wahrscheinlich bisher nicht zu rechnen gehabt: das die Koleoptile durchsetzende Licht ist nach dem Durchgang vielleicht bis unter Schwellenwert herabgemindert worden. Mit zunehmender Belichtungszeit fällt diese Korrektur natürlich weg.

Ich versuchte nun die Zahl der im Dauerlicht nebeneinander reagierenden Zonen zu beschränken.

#### Vierte Serie. 12,8 MK Dauerlicht, Spitze des Keimlings 10 mm weit verdunkelt. (Tabelle IV.)

Das geschilderte Ziel ließ sich durch Verdunklung der Keimlingsspitze mittels 10 mm langer Stanniolkappen erreichen. Diese Operation wurde immer schon am Tage vor dem Versuch vorgenommen, um haptische Erregung zu vermeiden. — Daher war die Keimlingslänge zur Zeit der Messung etwas größer als bisher, sie betrug durchschnittlich 30,7 mm, die Durchschnittstemperatur 19,6° C.

Die erwähnte Anordnung veränderte den Gang der Reaktion vollkommen. Die Krümmungskurve zeigt wieder stark hervortretenden  $+-+$  Charakter und ähnelt darin und in der Lage der Kardinalpunkte der Bewegung bei 50000 MKS, eine Erscheinung, die nach Guttenberg (8, S. 302) so zu deuten ist, daß eine Verringerung der beleuchteten Fläche auch das Reizmengenprodukt verringert.

<sup>1</sup>) Diesem Umstand ist wahrscheinlich die eigentümlich »S«-förmige Krümmung zuzuschreiben, die man schließlich in Dauerlicht erhält. Sie kommt dadurch zustande, daß neben der normalen positiven Krümmung der Spitze eine negative der Basis einhergeht. — Eine genaue Analyse dieses Vorgangs steht noch aus. (Vgl. auch Abb 5.).

Jetzt zeigen die beiden Bewegungskurven bedeutend bessere Übereinstimmung. Selbst der quantitative Vergleich gibt ein, wenigstens der Größenordnung nach, brauchbares Resultat. Wir berechnen unter Berücksichtigung des ganzen Reaktionsverlaufes die Spitzenentfernung des Krümmungsortes mit 22,4 mm, während die Messung 28 mm ergibt.

Die Wirkung unserer Maßnahme war primär der Ausschluß der oberen 10 mm des Keimlings von der Belichtung und damit auch wohl von der Reaktion, wenn man nicht »akropetale«

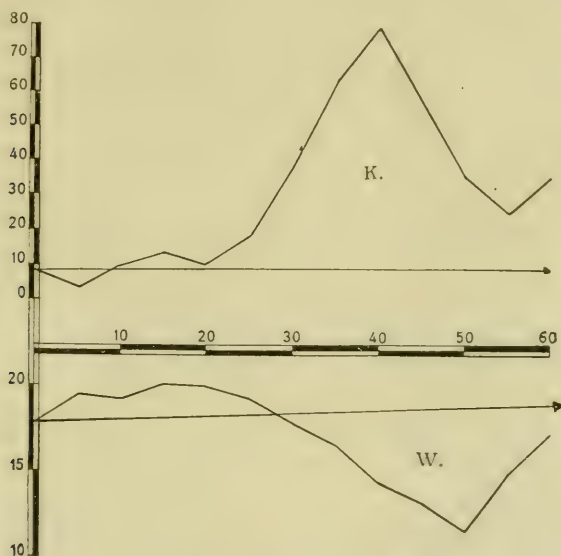


Tabelle IV, graphisch.

Reizleitung annehmen will. — Eine merkwürdige sekundäre Folge war dagegen die völlige Umgestaltung des Charakters der Krümmung. Wir beobachten nämlich unter diesen Umständen, daß die Reaktion an der Basis auftritt, während der ganze obere Teil gerade bleibt. Die Bewegung gleicht etwa dem Umlegen eines Stabes an einem basal angebrachten Gelenk.

Diesen Mechanismus fanden wir allerdings schon bei den bisherigen Reaktionen, doch tritt bei ihnen dieser Charakter infolge des dort nur etwa halb so langen oberen Hebelarms

Tabelle IV. 12,8 MK Dauerlicht. (Spitze 10 mm verdunkelt.)  
Durchschnittskeimlänge: 30,7 mm, Durchschnittstemperatur: 19,6° C.  
K.

Nr.	0	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60
183	34,0—	51,0—	10,2—	3,4+	34,0—	0	27,2+	57,8+	68,0+	51,0+	34,0+	68,0+	91,2+
184	37,4+	23,8+	10,2+	13,6—	23,8—	6,8—	20,4+	37,4+	51,0+	51,0+	27,2+	68,0+	17,0—
185	6,8+	20,4+	23,8+	34,0+	68,0+	54,4+	68,0+	81,6+	102,0+	102,0+	102,0+	61,2+	40,8+
186	27,2—	3,4—	13,6+	10,2+	10,2+	27,2+	54,4+	68,0+	51,0+	3,4+	23,8—	13,6—	34,0+
187	61,2+	27,2+	10,2+	30,6+	27,2+	13,6+	20,4+	71,4+	112,2+	71,4+	34,0+	6,8+	27,2+
$\frac{1}{6} \Sigma$	+ 8,8	+ 3,4	+ 9,5	+ 12,9	+ 9,5	+ 17,7	+ 38,1	+ 63,2	+ 76,8	+ 55,8	+ 34,7	+ 24,5	+ 35,2

W.

Nr.	0	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60
189	13,6	17,0	18,7	22,1	22,1	18,7	15,3	15,3	13,6	15,3	13,6	13,6	12,2
40	17,6	13,2	17,0	17,7	19,7	17,7	13,6	12,9	11,9	6,8	2,0	3,1	6,8
41	17,6	20,9	17,6	20,9	22,0	22,0	26,4	22,0	22,0	19,8	19,8	25,3	29,9
42	20,4	22,1	20,4	18,7	18,7	17,0	13,6	15,3	11,9	11,7	11,9	13,6	17,7
188	20,4	23,8	22,1	20,4	17,0	20,4	20,4	17,0	11,9	11,9	10,2	18,7	18,7
$\frac{1}{5} \Sigma$	17,9	19,4	19,2	20,0	19,9	19,2	17,9	16,5	14,3	13,1	11,5	14,9	17,1



nicht so klar hervor, so daß wir unwillkürlich eine bogenförmige Krümmung statt eines Knicks zu sehen glauben.

Ich muß allerdings darauf hinweisen, daß dies nur der zuerst hervortretende Reaktionserfolg ist. Durch nachträgliche Fixierung der aufeinander folgenden Knickstellen kommt nämlich etwa anderthalb Stunden nach Beginn der Lichtwirkung tatsächlich eine bogenförmige Deformation zustande.

Hier muß noch darauf eingegangen werden, warum zu Beginn der Reaktion die Lage des Krümmungsortes meist so definiert ist und ferner, wie ihre Verschiebung im Käppchenversuch zustande kommt: die Messung der Wachstumsverteilung im geraden Keimling ergab das Auftreten zweier bevorzugter Zonen. Die erste fand ich in Übereinstimmung mit Rothert (11, S. 28) 10 mm unter der Spitze, die zweite, bisher wenig beachtete, an der Basis,  $\sim 1$  mm über dem nicht hervorgetretenen Hypokotyl. Da wir nun den Phototropismus als einen Wachstumsvorgang erkannt haben, ergibt sich daraus ohne weiteres der Ort der Krümmung: normalerweise fällt er mit der oberen Wachstumszone zusammen. Wenn wir aber dieses Gebiet durch das Aufsetzen von Staniolkappen von der Reaktion ausschließen, übernimmt die Basis dessen Funktion.

#### Fünfte Serie. Verdunklung nach einstündiger Vorbelichtung mit 12,8 MK. (Tabelle IV.)

Diese Versuchsreihe sollte zeigen, wie einseitige Verdunklung nach zweiseitiger einstündiger Vorbelichtung mit 12,8 MK auf Wachstum und Krümmung wirkt.

Daß der Keimling sich unter dieser Bedingung von der Schattenseite wegkrümmt, war bekannt. Dagegen herrschte noch keine Übereinstimmung in der Frage, ob Dunkelheit selbst als Reiz wirkt und das Wachstum beeinflusst. Vogt (18, S. 226f.) leugnet dies, während Sierp (15, S. 145ff.) eine deutliche Reaktion fand. Daher schien mir eine neue Untersuchung dieses Phänomens notwendig<sup>1</sup>.

<sup>1</sup>) Nach Abschluß meiner Arbeit erhalte ich Kenntnis von einer neuen Untersuchung von D. Tollenaar und A. H. Blaauw: »Light- and dark-adaptation of a plant cell« (Proceedings Ak. v. Wetensch. t. Amst., 1921, 24), in der die ausgesprochene Reizwirkung von Verdunklung an *Phycomyces* einwandfrei nachgewiesen wird.

Die Methode war folgende: Die Pflanze stand eine Stunde lang unter Einwirkung beider Beleuchtungsspiegel; um die Reaktion einzuleiten, wurde darauf ein resp. beide Spiegel entfernt.

Die Krümmungskurve ergibt sich ohne weiteres: schon nach 5 Minuten wird die Reaktion sichtbar. Sie beginnt mit einer geringen Bewegung zur Dunkelseite, die gleichförmig 43 Minuten lang andauert, dann kehrt sie ihre Richtung um und führt endlich zu einer starken positiven Krümmung zum Licht hin.

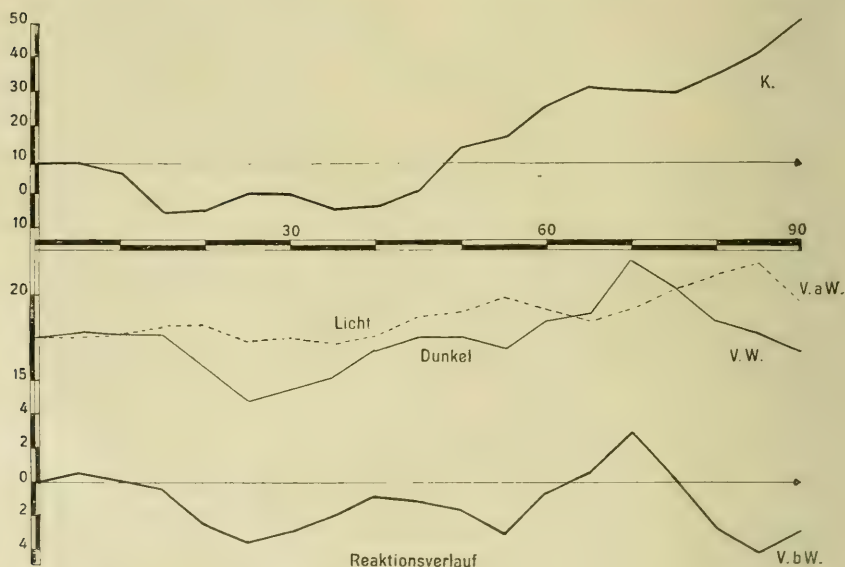


Tabelle V, graphisch.

Die entsprechende Wachstumskurve setzt sich dagegen aus zwei Komponenten zusammen: aus der Einwirkung des Lichtes und aus der tatsächlichen Reaktion auf die Verdunklung. Um diese letztere zu isolieren, müssen wir die Lichtwachstumskurve von der zweiten Einwirkungsstunde ab beobachten, um das Maß der erreichten Adaptation kennen zu lernen. Aus dem Unterschied der Gesamtreaktion auf Verdunklung von dieser Lichtbewegung ergibt sich unsere Kurve Vb W, aus der wir annähernd die gesuchte Komponente entnehmen können.

Tabelle V. 12,8 MK. (Verdunklung nach 1stünd. Vorbelichtung.)  
 Durchschnittskeimlingslänge: 27,1 mm. Durchschnittstemperatur: 19,6° C.  
 K

Nr.	0	5	10	15	20	25	30	35	40	45
143		10,2÷	17,0÷	0	10,2—	6,8÷	23,8—	20,2÷	10,2—	20,2—
144		0,8—	10,2—	0,8—	10,2—	0,8—	20,4—	15,0—	17,0—	30,0—
145		17,0—	27,2—	17,0—	47,0—	44,2—	34,0—	40,8—	44,2—	17,0—
146		17,0—	17,0—	10,2÷	34,0÷	34,0÷	6,8—	10,2—	10,2÷	37,4—
147		13,6÷	6,8÷	6,8—	17,0—	23,8—	30,6—	47,6—	54,4—	54,4—
148		85,0÷	74,8÷	23,8÷	3,4÷	13,6—	20,4—	0	17,0÷	34,0÷
149		17,0—	44,2—	64,6—	40,8—	23,8—	20,4—	44,2—	64,6—	68,0—
150		17,0—	20,4—	3,4—	6,8—	0	3,4—	6,8—	23,8—	37,4÷
151		20,4÷	23,8÷	23,8÷	13,6÷	6,8—	30,6—	20,4—	17,0÷	40,8—
152		23,8÷	17,0—	57,8÷	64,6—	34,0—	3,4—	10,2—	27,2—	30,6—

$\frac{1}{10} \Sigma$  | +9,2 | +9,2 | +6,1 | -6,5 | -5,1 | -1,0 | -1,7 | -5,1 | -4,1 | -0,3

Nr.	50	55	60	65	70	75	80	85	90
143	40,8÷	13,6÷	78,2÷	40,8÷	57,8÷	51,0÷	17,0÷	0	20,4÷
144	10,2÷	17,0÷	34,0÷	51,0÷	57,8÷	30,6÷	30,6÷	51,0÷	64,6—
145	3,4—	10,2—	0	47,6÷	34,0—	3,4—	0	20,4—	51,0—
146	40,8÷	44,2÷	30,6÷	37,4÷	34,0÷	13,6÷	3,4÷	23,8—	3,4—
147	34,0—	23,8—	10,2—	10,2÷	27,2÷	23,8—	23,8—	34,0÷	44,2—
148	30,6÷	13,6÷	13,6—	30,6—	13,6—	30,6÷	74,8—	115,6÷	98,6—
149	20,4—	37,4÷	54,4÷	57,8÷	47,6÷	54,4÷	95,2÷	122,4÷	122,4—
150	27,2÷	17,0÷	23,8÷	44,2÷	17,0÷	0	17,0÷	34,0—	51,0—
151	44,2÷	27,2÷	6,8÷	13,6÷	44,2÷	51,0÷	44,2÷	10,2÷	6,8—
152	3,4—	27,2÷	51,0—	34,0—	6,8—	34,0—	40,8—	51,0—	51,0—

$\frac{1}{10} \Sigma$  | +13,3 | +16,3 | +25,5 | +30,6 | +29,9 | +29,2 | +34,7 | +41,5 | -50,7

W.

Nr.	0	5	10	15	20	25	30	35	40	45
153	10,2	10,2	13,6	17,0	10,2	5,1	6,8	17,0	25,5	25,5
154	22,1	25,5	23,8	23,8	23,8	25,5	23,8	25,5	23,8	25,5
155	17,0	17,0	20,4	18,7	17,0	8,5	10,2	3,4	5,1	5,8
156	22,1	22,1	18,7	18,7	17,0	15,3	15,9	16,3	20,4	21,1
157	15,3	15,3	15,3	17,0	11,9	10,2	10,2	8,5	6,8	6,8
158	18,7	18,7	15,3	15,3	11,9	12,6	11,2	15,3	15,3	22,1
159	19,7	22,8	22,5	23,8	22,5	20,4	20,4	18,7	22,5	22,5
160	25,5	25,5	27,2	25,5	25,5	23,8	28,9	28,9	30,6	27,2
161	10,2	8,5	8,5	5,1	6,8	5,1	6,8	8,5	8,5	11,9
162	15,3	13,6	11,9	11,9	10,2	10,2	10,2	8,5	8,5	6,8

$\frac{1}{10} \Sigma$  | 17,61 | 17,92 | 17,72 | 17,68 | 15,68 | 13,67 | 14,44 | 15,06 | 16,70 | 17,52

Nr.	50	55	60	65	70	75	80	85	90
153	18,7	17,0	23,8	22,1	20,4	23,8	27,2	34,0	30,6
154	32,3	30,6	30,6	28,9	35,7	34,0	34,0	28,9	25,5
155	9,5	10,2	15,3	22,1	32,3	37,4	34,0	27,2	18,7
156	19,7	17,0	20,4	23,8	30,6	30,6	34,0	34,0	22,1
157	8,5	13,6	18,7	23,8	27,2	25,5	20,4	20,4	17,0
158	22,1	18,7	18,7	15,3	17,0	11,9	10,2	10,2	11,0
159	18,7	19,4	16,3	13,6	8,5	0	0	0	6,8
160	23,8	17,0	17,0	17,0	18,7	10,2	1,7	3,4	10,2
161	12,6	14,6	15,3	17,0	20,4	20,4	15,3	11,9	10,2
162	8,5	10,2	8,5	5,1	9,5	10,9	8,5	6,8	12,6

$\frac{1}{10} \Sigma$  | 17,44 | 16,83 | 18,46 | 18,87 | 22,03 | 20,47 | 18,53 | 17,68 | 16,60

Tabelle Va. 12,8 MK.

Wachstumsverlauf im Dauerlicht. 1 Stunde nach ↓. R. W. = auf Null-Wert der Tab. V bezogen.

W.

Nr.	0	5	10	15	20	25	30	35	40	45
163	17,0	19,4	21,4	18,7	17,0	18,7	18,7	17,0	15,3	18,7
164	15,3	15,3	13,6	13,6	12,0	12,6	11,9	13,6	17,0	20,4
165	6,1	8,5	6,8	7,8	6,8	6,1	6,5	5,1	3,4	3,4
166	17,0	18,7	17,7	19,7	17,7	17,7	19,3	19,7	20,4	20,4
167	20,4	18,7	18,7	17,0	17,0	22,1	25,5	25,5	22,1	20,4
168	13,6	15,3	13,6	15,3	14,3	14,6	18,7	20,4	22,1	25,5
169	22,1	22,1	23,8	22,1	22,1	21,4	19,4	18,7	18,7	18,7
170	13,6	13,6	17,0	18,7	20,4	18,7	17,0	15,3	14,6	16,0
171	18,7	18,7	18,0	17,0	16,0	13,6	13,6	10,5	13,6	13,6
172	25,8	18,4	20,4	25,5	30,6	20,4	17,0	18,7	22,1	23,8
$\frac{1}{10} \Sigma$	16,96	16,87	17,10	17,54	17,48	16,59	16,76	16,45	16,93	18,09
R. W.	17,6	17,5	17,7	18,1	18,1	17,2	17,4	17,1	17,5	18,7

Nr.	50	55	60	65	70	75	80	85	90
163	17,0	18,7	20,4	17,0	22,5	27,2	30,6	29,9	22,8
164	20,4	23,8	20,4	17,0	13,6	11,9	10,2	6,8	5,1
165	3,4	3,4	3,7	4,8	6,8	7,8	7,5	10,2	8,5
166	23,8	23,8	23,8	23,8	25,5	25,5	30,6	34,0	31,3
167	15,3	13,6	8,5	6,8	10,2	14,6	19,4	23,8	18,7
168	27,2	27,2	27,2	25,5	25,5	25,5	22,1	22,1	20,4
169	22,5	23,8	23,1	21,1	20,4	20,4	27,2	27,2	23,8
170	17,0	18,7	20,4	18,7	18,7	20,4	17,0	18,4	19,0
171	16,7	16,7	15,6	15,6	16,7	17,0	20,4	18,4	17,0
172	20,4	22,1	22,1	28,9	25,5	25,5	20,4	20,4	22,5
$\frac{1}{10} \Sigma$	18,37	19,18	18,52	17,92	15,84	19,58	20,54	21,12	19,81
R. W.	19,0	19,9	19,1	18,5	19,1	20,3	21,2	21,8	19,6

Tabelle Vb. Korrektur von Tab. V durch Tab. Va.

Dunkel	17,6	17,9	17,7	17,7	15,7	13,7	14,4	15,1	16,7	17,5
Licht	17,6	17,5	17,7	18,1	18,1	17,2	17,4	17,1	17,5	18,7
Reaktion	0	+ 0,4	0	- 0,4	- 2,4	- 3,5	- 3,0	- 2,0	- 0,8	- 1,2
Dunkel	17,4	16,8	18,5	18,9	22,0	20,5	18,5	17,7	16,7	
Licht	19,0	19,9	19,1	18,5	19,1	20,3	21,2	21,8	19,6	
Reaktion	- 1,6	- 3,1	- 0,6	+ 0,4	+ 2,9	+ 0,2	- 2,7	- 4,1	- 2,9	



Wenn wir hier einen Vergleich zwischen Wachstums- und Krümmungsvorgang anstellen wollen, müssen wir daran denken, daß wir es mit einer Reaktion der Schattenseite zu tun haben. Daher ist in diesem Fall nicht Symmetrie, sondern Kongruenz zu erwarten. Dementsprechend finden wir auch wirklich anfangs eine Abnahme des Wachstums, dann aber Steigerung. Nach 70 Minuten hört jedoch die Übereinstimmung vollständig auf. — Unter so komplexen Bedingungen kann man aber — nach dem bisher Gefundenen — eine gute Übereinstimmung gar nicht erwarten.

---

Vom Krümmungsverlauf der ersten fünf geschilderten Serien wurden mit dem Zeichenapparat Aufnahmen gemacht; in diesen sind die einzelnen Krümmungsphasen in Zeitabständen von je 10 Minuten aufeinander projiziert, wobei sich die richtige Reihenfolge aus dem gleichzeitigen Längenzuwachs leicht ergibt (Abb. 5). — Zur Wiedergabe wählte ich aus einer großen Zahl von Zeichnungen solche aus, die dem Durchschnittsreaktionsverlauf der Kurven am meisten entsprachen. — Diese »kinematographische« Darstellung zeigt deutlich den Charakter der Bewegung, außerdem läßt sich auf diese Weise leicht der Ort der Krümmung feststellen.

Betrachten wir z. B. das Krümmungsbild bei 50000 MKS: wie in der kurvenmäßigen Darstellung sehen wir auch hier Latenzzeit, Beginn und Zunahme der positiven Krümmung, dann Stillstand und Umkehr der Bewegung und schließlich abermalige positive Krümmung. —

In ganz ähnlicher Weise finden wir in den anderen Zeichnungen den Krümmungsverlauf der übrigen Serien bildlich wiedergegeben, den wir schon aus den entsprechenden Kurven her kennen.

---

Wenn wir die Ergebnisse der geschilderten Versuche überblicken, können wir zwar im allgemeinen Übereinstimmung zwischen Wachstums- und Krümmungsverlauf feststellen, doch ist fast in jedem Falle eine gewisse Einschränkung notwendig: gegen Ende des Versuches, also etwa 60 Minuten nach erfolg-

ter Belichtung wird die Symmetrie der Kurven ungenau und zwar stets im selben Sinn: die beobachtete Krümmung ist

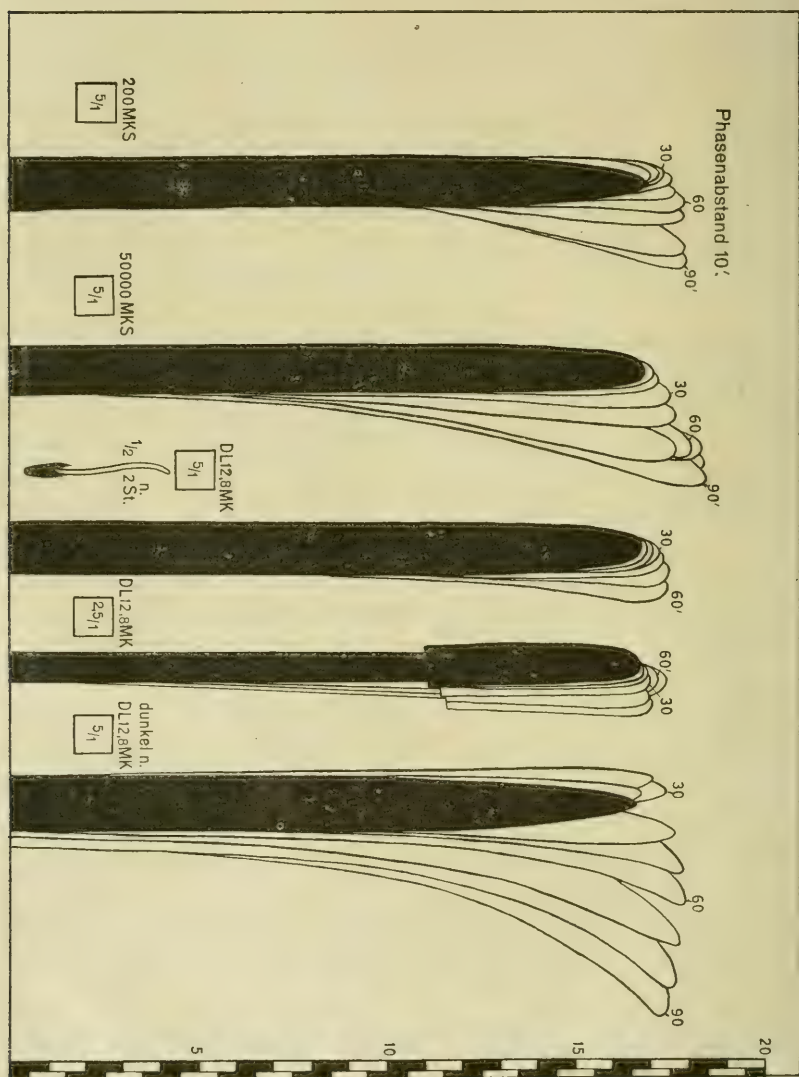


Abb. 5.

größer, als es nach dem Gang der Wachstumsreaktion zu erwarten war.

Obgleich ich schon einige vermutliche Ursachen dieser Erscheinung vorgebracht habe, sollte doch versucht werden, auf experimentellem Wege die verborgene Komponente aufzudecken, die den Krümmungsvorgang offenbar mitbestimmt. — Zunächst war daran zu denken (vgl. auch S. 520, Anm. 1), daß die einzelnen Zonen der Koleoptile auf gleiche äußere Reize verschieden reagieren; es wäre z. B. möglich, daß die Basis auch auf einseitige Belichtung mit bestimmten Energiemengen nur ihr Längenwachstum veränderte, etwa beschleunigte. Dann würde symmetrische und asymmetrische Reizeinwirkung gleiche Reaktionen zur Folge haben, wir würden also in der Wachstumskurve eine positive Phase finden, die den Krümmungsverlauf nicht mitbestimmt.

Zur Prüfung dieser Annahme wurden Versuche mit partieller Belichtung des Keimlings angestellt und zwar unter Anwendung der beststudierten Lichtmenge von 50000 MKS. Aus äußeren Gründen mußte ich in den folgenden Serien die Zahl der Einzelversuche auf 5 beschränken.

#### Serie VI. 50000 MKS. Spitze 10 mm weit verdunkelt.

Zuerst sollte untersucht werden, wie sich die Wirkung von Spitzenverdunklung bemerkbar macht, wenn wir das Dauerlicht

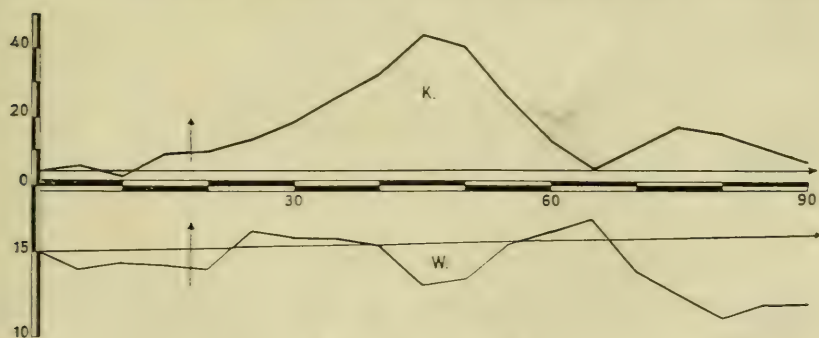


Tabelle VI, graphisch.

der Serie IV durch kürzere Energieeinwirkung ersetzen. Es wurden also wieder Keimlinge mit 10 mm langen Staniolkappen versehen und nun aber einer 18 Minuten langen Belichtung mit insgesamt 50000 MKS. ausgesetzt. Um die frag-

Tabelle VI. 50 000 MKS. (Spitze 10 mm verdunkelt.)

Durchschnittskeimlingslänge: 25,2 mm. Durchschnittstemperatur: 19,7° C. T = ° C, L = Länge in mm.

K.

T.	L.	0	5	10	15	20	25	30	35	40	45
20	25	6,8—	6,8—	3,4+	34,0+	30,6+	30,6+	23,8+	34,0+	30,6+	51,0+
20	25	40,8+	34,0+	17,0+	6,8+	10,2+	13,6+	17,0+	17,0+	23,8+	34,0+
20	29	10,2—	6,8+	0	3,4+	0	13,6+	20,4+	34,0+	51,0+	51,0+
20	23	20,4—	15,3—	8,5—	0	0	0	13,6+	20,4+	34,0+	47,6+
20	25	18,7+	11,9+	1,7+	0	5,1+	8,5+	13,6+	20,4+	27,2+	37,4+
20	25,4	4,4+	6,1+	2,7+	8,8+	9,2+	13,3+	17,7+	25,2+	33,3+	44,2+

T.	L.	50	55	60	65	70	75	80	85	90
20	25	71,4+	51,0+	13,6+	17,0—	10,2—	27,2+	37,4+	20,4+	3,4+
20	25	20,4+	17,0+	17,0+	13,6+	27,2+	27,2+	13,6+	0	0
20	29	40,8+	17,0+	10,2+	0	0	3,4+	3,4+	10,2+	10,2+
20	23	40,8+	34,0+	20,4+	10,2+	6,8+	0	0	6,8+	17,0+
20	25	27,2+	6,8+	6,8+	17,0+	27,2+	34,0+	20,4+	13,6+	3,4+
20	25,4	40,1+	25,2+	13,6+	4,8+	10,2+	17,0+	15,0+	10,2+	6,8+

W.

T.	L.	0	5	10	15	20	25	30	35	40	45
19,5	25	14,3	14,0	14,0	12,9	10,2	10,2	9,5	8,2	8,8	7,5
19,0	25	18,7	15,3	17,0	18,7	20,4	27,2	28,9	28,9	27,2	18,7
19,5	25	15,3	15,3	15,3	17,0	20,4	23,8	18,7	18,7	20,4	20,4
19,5	25	13,6	13,6	15,3	15,3	11,9	11,9	10,2	11,9	10,2	11,9
19,5	25	18,7	17,0	15,3	11,9	11,9	13,6	17,0	17,0	15,2	11,9
19,4	25	16,1	15,0	15,4	15,2	15,0	17,3	16,9	16,9	16,4	14,1

T.	L.	50	55	60	65	70	75	80	85	90
19,5	25	7,5	10,2	9,5	11,9	10,2	8,5	6,8	8,5	10,2
19,0	25	18,7	20,4	22,1	25,5	23,8	18,7	18,7	20,4	20,4
19,5	25	20,4	20,4	22,1	18,7	13,6	13,6	8,5	10,2	11,9
19,5	25	11,9	12,9	13,6	13,6	11,9	12,6	11,9	13,6	11,9
19,5	25	13,6	18,7	18,7	20,4	15,2	13,6	15,2	11,9	10,2
19,4	25	14,4	16,5	17,2	18,0	14,9	13,4	12,2	12,9	12,9



liche Reaktionsphase genau studieren zu können, wurde die Beobachtungsdauer auf 90 Minuten verlängert.

Die Ergebnisse dieser Versuchsanordnung sind wenig übersichtlich. Die Krümmungskurve entspricht unerwarteterweise etwa der bei unverdunkelter Spitze (Serie II): Die Wachstumskurve zeigt dagegen zwei Maxima (nach 25 und 65 Minuten) die ein Minimum (nach 45 Minuten) einschließen. Die allgemeine Depression der Wachstumsgeschwindigkeit ist bei dieser Anordnung nun tatsächlich geringer, allerdings auch die Steigerung in der positiven Phase, so daß das Gesamtreaktionsbild etwas charakterlos erscheint.

Obwohl die beiden Kurven einander vom Minimum der Wachstumskurve an zeitlich und ihrem allgemeinen Verlauf nach einigermaßen zu entsprechen scheinen, läßt sich dennoch der ausgesprochen positive Charakter der Krümmung, besonders im ersten Teil der Reaktion keineswegs aus der Wachstumskurve erklären. Scheint auch der Gang der basalen Wachstumsreaktion der Annahme Recht zu geben, daß die Basis im allgemeinen durch Licht im Wachstum gefördert wird, so spricht doch die erzielte positive Lichtkrümmung dagegen.

Ich versuchte nun durch Umkehrung des Versuchs zu günstigeren Ergebnissen zu gelangen.

#### **Serie VII. 50000 MKS. Spitze 2 mm belichtet.**

Die neue Anordnung bestand darin, daß ich jetzt die Basis dunkel hielt und nur eine 2 mm lange Zone der Spitze belichtete. Das erreichte ich mit Hilfe einer Vorrichtung, die der schon von Sierp (15.) beschriebenen und zu ähnlichen Versuchen benutzten ungefähr entspricht: ein schwarzes Pappröhrchen von 2 cm Länge und einem Durchmesser von 3 mm wurde in geeigneter Weise mit dem Zahntrieb eines Lupenstativs derart verbunden, daß es leicht genau vertikal über den Keimling gesenkt werden konnte; eine weitere Papphülle umgab das Kulturgläschen und griff etwa 1,5 cm weit über den unteren Rand des herabgesenkten Röhrchens. — Auf diese Weise glaubte ich die Basis sicher vor jeder Belichtung zu schützen, zumal die Lichtquelle so weit als möglich abgeblendet war. — Vor dem Versuch wurde das Röhrchen so weit über den Keim-

ling gesenkt, daß dessen Spitze genau 2 mm weit hervorragte, was mit dem Meßmikroskop überprüft werden konnte. In dieser Stellung verblieb die Blende während der Belichtungsdauer; nach dem Löschen des Reizlichtes wurde sie mit dem Zahntrieb wieder hochgehoben, um eine Behinderung der Krümmungsbewegung zu vermeiden. Eine Berührung der Koleoptile durch das Röhrchen wurde nach kurzer Übung sicher vermieden.

Unter diesen Bedingungen verläuft die Reaktion folgendermaßen: Der Charakter der Krümmungskurve ist etwa der gleiche geblieben wie bei vollbelichteten Keimlingen, wir finden nach

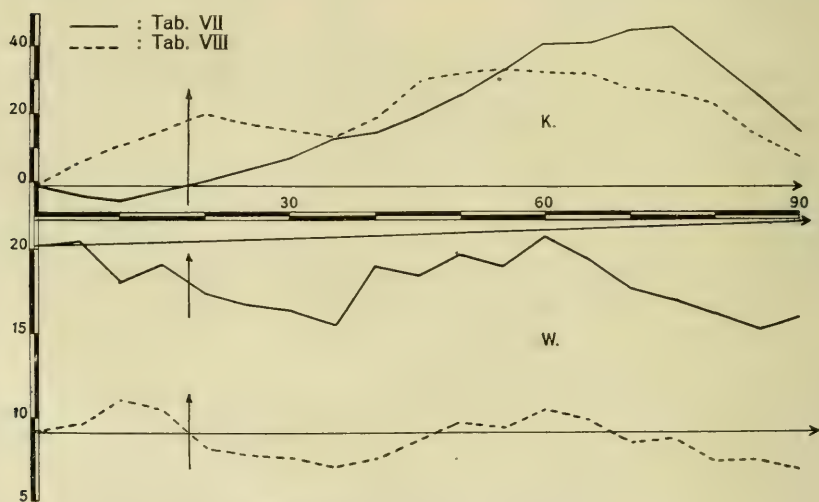


Tabelle VII und VIII, graphisch.

35 Minuten ein Minimum und nach 60 Minuten ein Maximum der Bewegung. Jedoch fällt ein Unterschied auf: selbst das Maximum bleibt unter dem Anfangswachstumswert zurück, die ganze Kurve liegt also unter der Normallinie. Diese Beobachtung entspräche ja der Annahme, daß die positive Komponente der Wachstumskurve vor allem der Wirkung der basalen Zone zuzuschreiben ist.

Der Krümmungsverlauf entspricht aber auch in dieser Serie nicht der Wachstumsreaktion. Wir beobachten nämlich stetige Zunahme der Bewegung bis zu einem Maximum nach 75 Minuten. Daran schließt sich eine gleichmäßige Abnahme, bis

Tabelle VII. 50 000 MKS. (Spitze 2 mm belichtet.)

Durchschnittskeimlingslänge: 24,9 mm. Durchschnittstemperatur: 20,0° C.

T = °C. L = Länge in mm.

K.

T.	L.	0	5	10	15	20	25	30	35	40	45
20,0	25	10,2—	6,8—	6,8—	0	6,8+	17,0+	13,6+	13,6+	10,2+	20,4+
19,5	22	6,8—	6,8—	10,2—	6,8—	0	6,8+	17,0+	23,8+	27,2+	34,7+
20,0	25	6,8+	17,0+	13,6+	3,4+	6,8—	13,6—	0	17,0+	27,2+	27,2+
20,0	27	0	17,0—	17,0—	3,4—	0	6,8+	10,2+	13,6+	13,6+	17,0+
20,0	25	3,4+	6,8—	6,8—	6,8—	0	0	6,8—	6,8—	6,8—	0
19,9	24,8	—1,4	—4,1	—5,4	—2,7	0	+3,4	+6,8	+12,2	+14,3	+19,9

T.	L.	50	55	60	65	70	75	80	85	90
20,0	25	34,0+	34,0+	37,4+	20,4+	20,4+	6,8+	0	0	3,4—
19,5	22	51,0+	61,2+	74,8+	78,2+	74,8+	68,0+	51,0+	37,4+	27,2+
20,0	25	10,2+	5,1+	11,9+	27,2+	40,8+	61,2+	44,2+	20,4+	0
20,0	27	20,4+	34,0+	47,6+	47,6+	44,2+	47,6+	40,8+	34,0+	17,0—
20,0	28	13,6+	30,4+	34,0+	34,0+	44,2+	44,2+	44,2+	40,8+	34,0+
19,9	24,8	+25,8	+32,9	+41,1	+41,5	+44,9	+45,6	+36,0	+26,5	+15,0

W.

T.	L.	0	5	10	15	20	25	30	35	40	45
20	25	20,4	20,4	17,0	18,7	15,3	13,6	15,3	15,3	20,4	18,7
20	25	20,4	23,8	23,8	22,1	18,7	20,4	18,7	18,7	22,1	20,4
20	23	22,1	22,1	20,4	20,4	17,0	17,0	13,0	10,2	11,9	17,0
20	27	14,3	13,6	10,2	13,6	11,9	11,9	13,6	17,0	20,4	17,0
20	25	23,8	22,1	18,7	20,4	23,8	20,4	20,4	17,0	20,4	18,7
20	25	20,2	20,4	18,0	19,0	17,3	16,7	16,3	15,6	19,0	18,4

T.	L.	50	55	60	65	70	75	80	85	90
20	25	20,4	17,0	20,4	18,7	17,0	15,3	11,9	13,6	11,9
20	25	22,1	18,7	18,7	17,0	15,3	17,0	15,3	13,6	13,6
20	23	20,4	22,1	25,5	25,5	22,1	20,4	22,1	20,4	23,8
20	27	17,0	17,0	17,0	17,0	15,3	13,6	15,3	11,9	13,6
20	25	18,7	20,4	22,1	18,7	18,7	18,7	17,0	17,0	17,0
20	25	19,7	19,0	20,7	19,4	17,7	17,0	16,3	15,3	16,0

nach etwa 2 Stunden die Reaktion ihr Ende erreicht hat. Die ganze positive Phase der Wachstumskurve, vor allem deren Maximum nach 60 Minuten findet sich im Krümmungsverlauf nicht einmal angedeutet!

Die Keimlinge waren bei diesen Versuchen etwa 25 mm lang, es war daher an die Möglichkeit einer Reizleitung von der belichteten Spitze in die verdunkelte Basis zu denken. — Um auch davor sicher zu sein, wählte ich zu den folgenden Versuchen ganz kurze Keimlinge, bei denen eine physiologische Differenzierung der Basis vielleicht noch nicht erfolgt war und beleuchtete nun wieder die ganze Koleoptile.

#### Serie VIII. 50000 MKS. Kurze Keimlinge voll belichtet.

Die Länge der Keimlinge betrug jetzt  $\sim 5$  mm, ein Maß, unter welches der auch hier schon beträchtlich verringerten Wachstumsgeschwindigkeit wegen nicht gegangen werden konnte; während der Dunkelwachstumswert der  $\sim 25$  mm langen Koleoptilen zwischen 16 und  $20 \mu$  pro Minute lag, betrug er bei  $\sim 5$  mm langen Koleoptilen nur noch  $9,2 \mu$  pro Minute. Ich benutzte infolgedessen, um ungenaues Schätzen zu vermeiden, eine stärkere Vergrößerung (85fach, ein Teilstrich gleich  $11 \mu$ ).

Das Ergebnis dieses Versuches entspricht weitgehend dem der Serie VII. Der besseren Vergleichbarkeit wegen wurden bei der graphischen Darstellung die beiden Kurvenpaare deshalb nebeneinander gezeichnet.

Diese große Ähnlichkeit im Reaktionsverlauf legt den Schluß nahe, daß bei Spitzenbeleuchtung großer und Vollbeleuchtung kleiner Keimlinge analoge Verhältnisse vorliegen. Ob wir aber die Wirkung der Basis ausgeschaltet haben, läßt sich nicht entscheiden, denn auch beim kleinen Keimling kann bereits die über dem Hypokotyl liegende, noch von der Spelze umschlossene Zone als Basis reagieren und etwa zugeleitete Reize aufnehmen.

---

Mehr Wahrscheinlichkeit hat eine andere Annahme zur Erklärung der teilweisen Unstimmigkeit zwischen Wachstumsverlauf und Krümmung für sich. Es wäre daran zu denken,



Tabelle VIII. 50 000 MKS.

Durchschnittskeimlingslänge: 5,3 mm. Durchschnittstemperatur: 20° C. T = ° C, L = Länge in mm.

K.

T.	L.	0	5	10	15	20	25	30	35	40	45
20	7	3,4+	10,2+	20,4+	23,8+	30,6+	30,6+	27,2+	23,8+	30,6+	44,2+
20	5	6,8—	0	6,8+	17,0+	27,2+	27,2+	20,4+	17,0+	18,5+	18,5+
20	6	10,2—	23,8+	44,2+	54,4+	51,0+	34,0+	20,4+	17,0+	20,4+	44,2+
20	5	0	0,8—	10,2—	6,8—	0	3,4—	10,2—	6,8—	10,2—	13,6—
20	5	6,8—	0	6,8—	13,6—	13,6—	10,2—	3,4—	0	13,6—	23,8—
20	5,6	—1,4	+5,4	+10,9	+15,0	+19,0	+17,0	+15,0	+12,9	+18,7	+28,9

T.	L.	50	55	60	65	70	75	80	85	90
20	7	51,0+	57,8—	51,0—	51,0—	37,4+	40,8+	40,8+	30,6+	20,4—
20	5	13,6+	20,4+	23,8+	30,6+	34,0+	30,6+	34,0+	27,2+	27,2—
20	6	47,6+	37,4+	34,0+	27,2+	27,2+	20,4+	13,6+	0	6,8—
20	5	20,4—	20,4—	30,4—	34,0—	30,6—	30,6—	23,8+	13,6+	10,2—
20	5	27,2+	30,6+	23,8+	17,8+	10,2+	10,2+	3,4+	3,4—	13,6—
20	5,6	+32,0	+33,3	+32,6	+32,0	+27,9	+26,5	+23,1	+13,6	+7,5

W.

T.	L.	0	5	10	15	20	25	30	35	40	45
20	5	8,5	8,5	7,8	8,5	6,8	6,8	7,5	6,8	7,5	6,1
20	5	7,7	8,8	11,0	11,0	9,5	8,2	7,0	6,6	7,2	7,2
20	5	13,2	11,0	12,1	12,1	8,8	8,8	6,6	6,6	7,3	9,2
20	5	8,8	11,0	13,2	9,9	7,7	7,7	9,9	8,8	11,0	10,5
20	5	7,7	8,8	11,0	11,0	8,8	7,7	7,7	6,6	4,4	4,4
20	5	9,2	9,6	11,0	10,5	8,3	7,8	7,7	7,1	7,5	8,7

T.	L.	50	55	60	65	70	75	80	85	90
20	5	5,4	6,1	7,5	7,5	7,8	8,2	7,5	6,8	6,5
20	5	7,7	7,2	8,6	7,7	7,7	8,8	6,6	6,6	6,6
20	5	11,0	9,9	11,0	9,9	8,8	9,5	9,2	9,9	7,7
20	5	16,5	15,4	15,4	13,2	9,9	8,8	6,6	6,6	6,6
20	5	7,7	8,8	9,9	11,0	8,8	8,8	7,7	7,7	7,7
20	5	9,7	9,5	10,5	9,9	8,6	8,8	7,5	7,5	7,0

daß die einzelnen Zonen der Koleoptile zwar an sich gleich, jedoch unter Phasenverschiebung reagieren. Daraus würden sich bei dem stets wellenförmigen Charakter der Reaktionen die kompliziertesten Interferenzerscheinungen ergeben und die Übereinstimmung der Kurven trüben. Derartige Phasendifferenzen werden ihr Höchstmaß voraussichtlich dann erreichen, wenn einzelne Zonen verschieden beeinflußt werden. So erklärt sich vielleicht die so überaus schlechte Übereinstimmung und Vergleichbarkeit der Kurven bei Spitzenbeleuchtung. Auch ist es denkbar, daß durch derartige Interferenz basalwärts wandernder Wachstumswellen die im Dauerlicht zuweilen auftretende negative Basiskrümmung verursacht wird. (Vgl. dazu auch Zollikofer 25.)

Diese Erwägungen sind natürlich rein hypothetisch und einer experimentellen Prüfung nur schwer zugänglich.

#### IV. Zusammenfassung und Schlußfolgerung.

1. Es wurde unter den Bedingungen der Serien I, II, IV, VI mehr oder weniger weitgehende Übereinstimmung des Krümmungsverlaufes mit der Wachstumsreaktion gefunden und zwar sowohl im positiven, als auch im negativen Teil der Bewegung, derart, daß einer Zunahme der Krümmung Abnahme der Wachstumsgeschwindigkeit entspricht und umgekehrt.
2. Diese Übereinstimmung wird durch eine Reihe von Faktoren beeinträchtigt, die unter den Bedingungen der Serien III, V, VII und VIII besonders zur Geltung kommen. Daraus ließe sich über ihre Natur folgendes vermuten:
  - a) Dauerlicht bewirkt Adaptation und ermöglicht schwer zu übersehende Superponierung mehrerer Reaktionen. (Ser. III und V.)
  - b) Bei der zweiseitigen Beleuchtung im Wachstumsversuch wirkt mehr Energie auf die Flanke des Keimlings ein als bei einseitiger im Krümmungsversuch. (Ser. III und V.)
  - c) Der wellenförmige Verlauf der Wachstumsreaktion führt bei Phasendifferenz verschiedener Zonen zu Interferenzerscheinungen. Damit wird besonders im Dauerlicht und bei Spitzenbeleuchtung zu rechnen sein. (Ser. III, V, VII, VIII.)

Aus a—c folgt die ungünstige Wirkung des Dauerlichts auf die Richtigkeit der Analyse, die sich aber durch Spitzenverdunklung (Ser. IV) weitgehend beseitigen läßt.

- d) Bei großen Ablenkungswinkeln und langer Versuchsdauer wirkt geotropische Aufrichtung der Lichtkrümmung entgegen.
3. Der Ort der Krümmung wird durch die Lage der beiden Hauptwachstumszonen bestimmt: normalerweise reagiert die obere,  $\sim 10$  mm unter der Spitze gelegene Region, wenn dies aber künstlich verhindert wird, kommt die basale Zone zur Wirkung.
  4. Bei Übereinstimmung der Kurven kann der Ort der Krümmung aus Wachstumsreaktion und Krümmungsverlauf berechnet werden. Die Genauigkeit des Resultats nimmt unter den Bedingungen zu, die den Einfluß der unter 2 genannten Faktoren herabsetzen.
  5. Auch Verdunkelung nach Vorbelichtung hat Wachstums- und Krümmungsreaktion zur Folge.
  6. Diese Ergebnisse sprechen für die Blaauwsche Theorie. Die Annahme Sierps, daß die ersten Phasen der Lichtwachstumsreaktion keinen Einfluss auf den Krümmungsverlauf haben, kann ich nicht bestätigen.

## V. Phototropismus und Permeabilität.

Zum Schluß will ich noch über einige fremde und eigene Beobachtungen berichten, die mich zu einer neuen Anschauungsweise über die Wirkung des Lichts auf phototropisch empfindliche Organe führten.

Daß wir es bei Lichtkrümmungsreaktionen mit physikalisch-chemischen Vorgängen zu tun haben, hat Blaauw schon in seiner ersten Arbeit wahrscheinlich gemacht. (2.) Worin sich aber diese Lichtwirkung primär äußert, ließ er noch offen. Nun scheinen sich mir folgende Beobachtungen zu einer Kette zusammenzuschließen:

1. Boysen-Jensen, Páal und Stark haben es wahrscheinlich gemacht, daß die Reizleitung in Gramineenkeimlingen durch Diffusion von Reizstoffen erfolgt, die von der Koleoptilenspitze nach abwärts strömen. (6, 10, 16).

2. Starks Versuche lassen vermuten, daß diese Reizstoffe hemmenden Charakter besitzen.
3. Lepeschkin (9.) und Tröndle (17.) fanden, daß Licht die Permeabilität der lebenden Zelle beeinflusst. Und zwar ändert sich dieser Effekt rhythmisch mit wachsender Lichtmenge und Zeit.

Diese Befunde wurden an der Koleoptile von *Avena* überprüft.

Zur Bestimmung der Permeabilität wurde die verbesserte Methode angewendet, die zuerst Fitting und dann Tröndle (in seiner letzten Arbeit 24) angibt. Als Plasmolytikum diene  $\text{NaNO}_3$ , das Konzentrationsintervall zwischen den einzelnen Lösungen betrug  $\frac{1}{20}$  Mol. — Die Koleoptilen wurden vom Primärblatt abgezogen, durch einen Längsschnitt in zwei Streifen zerlegt und von diesen Streifen mit der Schere kleine Stücke abgeschnitten und in die Lösungen verteilt.

Es wurde nun die plasmolytische Grenzkonzentration nach 3 und 10 Minuten langen Einwirkungen der Lösungen ermittelt. Die Differenz ergab die aufgenommene Salzmenge und bildete das Maß für die Permeabilität. — Alle diese Operationen wurden bei rotem Licht ausgeführt, zur Mikroskopischen Beobachtung diene schwaches gelbes Licht.

In Tabelle IX findet man die Werte zusammengestellt, die auf diese Weise aus je 8 Einzelversuchen erhalten worden waren.

Tabelle IX. Einfluß des Lichts auf die Permeabilität der Koleoptile *Avena sativa* für  $\text{NaNO}_3$ . — Lichtmenge 50 000 MKS.

In der Lösung:	Dunkelwert		30' n. „Licht an“		60' n. „Licht an“	
	3'	10'	3'	10'	3'	10'
Plasmolytische Grenz- konzentrationen	1.	0,20	0,25		0,30	0,20
	2.	0,20	0,30		0,35	0,25
	3.	0,20	0,30		0,35	0,25
	4.	0,20	0,30		0,35	0,25
	5.	0,25	0,30		0,35	0,25
	6.	0,30	0,35		0,35	0,30
	7.	0,30	0,35		0,35	0,30
	8.	0,30	0,40		0,35	0,30
Mittelwert . . . . .	0,24	0,32	0,24	0,34	0,24	0,26
Aufgenommen (Mol.)		0,08		0,10		0,02
Änderung in % . .				+ 25%		— 75%



Bei Dunkelpflanzen hatte ich die plasmolytische Grenzkonzentration nach 3 Minuten langer Einwirkung bei 0,24 Mol., nach 10 Minuten bei 0,32 Mol. gefunden (Mittelwert aus 8 Versuchen). Daraus ergab sich als Maß für die Permeabilität eine Salzaufnahme von 0,08 Mol.

Im nächsten Versuch waren die intakten Koleoptilen mit 50000 MKS. belichtet worden und darauf in gleicher Weise auf ihre Permeabilität hin untersucht. — 30 Minuten nach Beginn der Belichtung (die Gewebestreifen waren dementsprechend nach 20 Minuten in die Lösungen eingebracht worden) fand ich die plasmolytische Grenzkonzentration nach 10 Minuten langer Einwirkung der Lösungen im Durchschnitt bei 0,34 Mol., daraus folgt eine Salzaufnahme von 0,10 Mol., und daraus wieder ein Anstieg der Permeabilität um 25% gegen den Dunkelwert.

Noch deutlicher zeigt sich die Wirkung des Lichtes, wenn wir die Bestimmung 60 Minuten nach Einsetzen der Belichtung ausführen. Wir finden dann die plasmolytische Grenzkonzentration nach 10 Minuten langem Aufenthalt in den Lösungen durchschnittlich schon bei 0,26 Mol. Es wurden also nur 0,02 Mol. aufgenommen. Die Permeabilität ist jetzt um 75% geringer als bei einer Dunkelpflanze.

So finden wir die Tröndleschen Befunde auch an *Avena* bestätigt.

Schon dieser grobe Überblick zeigt eine gewisse Analogie der Wirkung des Lichtes auf Wachstum und Permeabilität: Die Wachstumsgeschwindigkeit hat etwa dann ihren niedrigsten Wert, wenn die Permeabilität am größten ist. Andererseits entspricht dem Maximum der Wachstumskurve zeitlich eine starke Abnahme der Permeabilität.

Daraus scheint mir hervorzugehen, daß der Prozeß der Lichtkrümmung aus folgenden Phasen besteht:

- a) Vergrößerung der Permeabilität der Lichtseite.
  - b) Erleichtertes Herabströmen der Hemmstoffe<sup>1</sup> zu den Hauptwachstumszonen auf der Lichtseite.
  - c) Stärkere Hemmung des Wachstums an der Lichtseite.
  - d) Lichtkrümmung.
- 

<sup>1</sup>) Deren Bildung das Licht wahrscheinlich begünstigt.

4. Ich versuchte nun festzustellen, ob die Hemmstoffe *a priori* vorhanden sind, oder ob das Licht die doppelte Wirkung der Erzeugung dieser Stoffe und der Permeabilitätsänderung ausübt.

Dazu diente folgender Versuch: Avenakeimlingen wurde nach der Starkschen Methode die Koleoptilspitzen etwa 5 mm weit abgenommen<sup>1</sup> und dunkel aufbewahrt. Darauf erfolgte einseitige Belichtung der Stümpfe mit 200 MKS. — Die im Dunkeln gebliebenen Spitzen wurden nun bei rotem Licht auf einen Teil der belichteten Stümpfe wieder aufgesetzt und dabei für guten Kontakt gesorgt. Nach dieser Operation kamen die



Abb. 6. 1—3 mit aufgesetzter Spitze gekrümmt, darunter 3 basal, 4 ohne Spitze ungekrümmt, 5 intakt als Kontrollpflanze.

Keimlinge für 4 Stunden in den Dunkelschrank. Während dieser Zeit konnte ich folgende Reaktion beobachten:

Von 32 Keimlingen mit aufgesetzter Spitze hatten sich 21, also ca. 66 %, in der Lichtrichtung gekrümmt, die spitzenlosen dagegen waren gerade geblieben, obwohl sie den gleichen Bedingungen ausgesetzt worden waren. Die Krümmung erfolgte dabei oft basal, wohl infolge Schädigung der oberen Wachstumszone durch den Schnitt<sup>2</sup> (Abb. 6). Lichtwirkung auf die die Reaktion auslösende Spitze kam bei dieser Methode nicht

<sup>1</sup>) Bei rotem Licht.

<sup>2</sup>) Die letzte Tröndlesche Arbeit läßt vermuten, daß der Schnitt auch die Permeabilität des Stumpfes, allerdings symmetrisch, herabsetzt; dadurch wird das Herabströmen der Hemmstoffe erschwert und die Reaktion verzögert.

in Frage. Daraus schloß ich, daß die Hemmstoffe schon a priori vorhanden sind. (Vgl. aber S. 539, Anm. 1.)

5. Eine Hauptschwierigkeit für meine Auffassung vom Tropismus lag in der bekanntlich sehr geringen Diffusionsgeschwindigkeit gelöster Stoffe. Und eine solche regulierte Diffusion der Hemmstoffe setzte ich ja voraus. Da gelang mir folgende Beobachtung: in der intakten, geotropisch nicht gereizten Koleoptile zeigen fast alle Zellen so starke Plasmaströmung, daß zuweilen sogar die Statolithenstärke mitgerissen wird. Als maximale Geschwindigkeit maß ich an mitgeführten Stärkekörnern  $2\ \mu$  pro Sekunde.

Diese Plasmabewegung trägt den Charakter einer rhythmisch pulsierenden Rotation und läßt sich so lange beobachten, bis Schädigung des Keimlings durch Wassermangel eintritt.

Ein Wort zur Methodik dieses Versuchs: Keimlinge mit vom Primärblatt noch nicht erfüllter Koleoptilspitze eignen sich ihrer Durchsichtigkeit wegen naturgemäß am besten zur Beobachtung. — Man nimmt ein solches Exemplar vorsichtig aus der Erde und klebt es, ohne seine vertikale Lage zu verändern, mit seinem Korn auf einem Objektträger durch Kakaobutter fest. So kommt es auf den Tisch eines horizontal umgelegten Mikroskops. —

Der durchsichtige Spitzenteil wird mit Kondensor (als Lichtquelle dient am besten eine starke Mikroskopierlampe mit vorgeschalteter  $\text{CuCl}_2$  Küvette) scharf beleuchtet und kann nun selbst mit starken Trockensystemen beobachtet werden. — Als Optik dient am besten ein Objektiv mit Korrektionsfassung (z. B. Zeiß E) in Verbindung mit einem Kompensationsokular. So erzielt man selbst bei 97,5facher Vergrößerung noch scharfe Abbildung. — Dabei wird selbstverständlich auf die obersten Zellschichten eingestellt.

Diese Plasmabewegung kann begreiflicherweise dadurch sehr fördernd in den Diffusionsprozeß eingreifen, daß sie rein mechanisch den Transport der Hemmstoffe besorgt oder doch wenigstens durch stetes Durchmischen des Zellinhaltes sehr beschleunigt<sup>1</sup>.

<sup>1</sup>) Solange man die Natur der Hemmstoffe noch nicht näher kennt, dürfte es schwer sein, ihre Wanderungsgeschwindigkeit zu bestimmen. Dagegen wäre es möglich, mit der Methode, die Tröndle bei Wundreiz anwendet (24, S. 368f.), festzustellen, wie schnell die Permeabilität verändert wird und ferner, ob und wie weit sich diese Änderung bei partieller Belichtung ausbreitet.



6. Nach meiner Auffassung kommt der Koleoptilspitze eine andere Rolle zu, als bisher angenommen wurde:

Sie ist nicht Perzeptionsorgan, sondern Produktionsort für die Hemmstoffe<sup>1</sup>.

So erklärt sich das Ausbleiben der Krümmung bei dekapitierten Keimlingen, das so lange andauert, bis diese Zone physiologisch regeneriert ist<sup>2</sup>, ein Vorgang, den schon Rotherth beobachtet hat (11, S. 50, 200ff.). — Wenn Versuchspflanzen mit von der Lichtwirkung ausgeschlossener Spitze sich im Endeffekt weniger stark krümmen, so liegt das wahrscheinlich daran, daß gleichzeitig die obere Wachstumszone an der Reaktion verhindert wird (durch die Hülle oder den Schnitt) und nicht etwa nur an der Ausschaltung des »Perzeptionsorgans«. — Es scheint aber natürlich keineswegs ausgeschlossen, daß die Permeabilität der einzelnen Zonen in verschiedenem Grade durch das Licht beeinflussbar ist, obgleich wir bei allseitiger Beleuchtung der »unempfindlichen« Basis weder Verzögerung der Geschwindigkeit, noch Herabsetzung der Intensität der Reaktion finden konnten. (Tab. IV!)

7. Daß die phototropische Reaktion aus den beiden Phasen: primäre Lichtwirkung auf die Plasmahaut, sekundäre Wachstumsänderung — besteht, macht auch der von mir beobachtete Einfluß der Temperatur auf die Krümmungskurve wahrscheinlich: in Tab. X (graphisch) sehen wir zwei Krümmungskurven übereinandergezeichnet, die gestrichelte Linie gibt den Reaktionsverlauf bei 21,3° C wieder, die ausgezogene bei 18,6° C. (Tab. II K.) Außer der Temperaturdifferenz von 2,7° C bestand kein Unterschied in der Versuchsanordnung.

Aus dieser Darstellung geht nun hervor, daß die Temperatur hauptsächlich die Intensität der Reaktion beeinflusst, weniger ihren zeitlichen Verlauf. Beide Maxima treten z. B. gleichzeitig nach 40 Minuten auf, das bei 21,3° C liegt aber um 25% höher. — Das Minimum der gestrichelten Kurve finden wir allerdings ein Beobachtungsintervall früher. Seine Tiefe,

<sup>1</sup>) Vgl. S. 539, Anm. 1.

<sup>2</sup>) Vielleicht ist diese Erscheinung auch so zu erklären, daß die Hemmstoffe so lange nicht herabströmen können, wie der Wundreiz die Permeabilität des Stumpfes herabsetzt. Nach Aufhören seiner Wirkung träte dann die Reaktion ein.



— es liegt etwas unter der Null-Linie — entspricht aber, wie leicht einzusehen ist, in diesem Fall genau dem des andern. Ein stärkeres Negativwerden der Krümmung, das den Umfang der Nutationsbreite (in der Durchschnittskurve also  $\pm 5 \mu$  pro Minute) überschritte, würde ja Charakteränderung der Reaktion bedeuten. Eine solche ist hier offenbar nicht eingetreten<sup>1</sup>.

Das geschilderte Verhalten läßt sich so deuten:

Der primäre Lichteffect ist ein rein photochemischer und es ist bekannt, daß derartige Prozesse in hohem Maße von der Temperatur unabhängig verlaufen.

Der sekundär davon betroffene Faktor ist das Wachstum

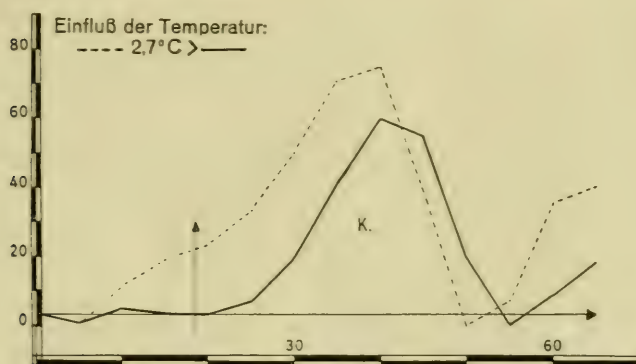


Tabelle X, graphisch.

und dieses ist als Stoffwechselvorgang durch Temperatursteigerung im Sinne einer Optimumkurve beeinflussbar.

Die Beobachtungen von M. S. de Vries (19.), daß auch die Reaktionszeit dem van t'Hoff'schen Gesetz folgt, entspricht ihrer Versuchsanordnung: sie mißt die zur Erreichung einer bestimmten Krümmung notwendige Zeitdauer, und diese hängt natürlich von der Temperatur ab. Denn der Endeffect der Reaktion ist ja durch die Wachstumsgeschwindigkeit bestimmt, also durch den sekundären Faktor. — Meine Beobachtung dagegen bezieht sich darauf, daß der Phasencharakter des Vor-

<sup>1</sup>) Daß größere Temperatursprünge auch den Charakter der Reaktion geringfügig beeinflussen, zeigt Tabelle XI.

Tabelle X. 50 000 MKS.  
Durchschnittskeimlingslänge: 25,8 mm, Durchschnitts-  
temperatur: 21,3° C.  
K.

Nr.	5	10	15	20	25	30	35
				↑			
90	10—	6—	10—	3—	11+	14+	32+
88	3—	27+	41+	31+	38+	64+	79+
86	7—	4—	34+	58+	49+	55+	72+
87	21—	21—	9+	12+	10+	20+	33+
85	14+	17+	11+	21+	21+	14+	41+
84	20+	35+	48+	52+	62+	73+	83+
83	5—	2—	0	7+	11+	20+	30+
82	20—	15—	30—	25—	20—	6+	35+
81	16+	40+	34+	45+	80+	105+	145+
79	16+	43+	43+	35+	70+	132+	165+
$^{1/10} \Sigma$	0	+11,4	+18,0	+23,3	+33,2	+50,3	+71,5

Nr.	40	45	50	55	60	65
90	60+	55+	7+	4+	32+	35+
88	75+	45+	10—	0	54+	34+
86	61+	6—	85—	60—	17+	58+
87	44+	20—	14—	8—	10+	23+
85	78+	58+	14+	14—	18+	44+
84	94+	105+	65+	47+	35+	49+
83	52+	54+	48+	28+	17+	27+
82	58+	35+	4—	20—	7—	6+
81	165+	115+	45+	50+	80+	70+
79	61+	60—	65—	48+	108+	55+
$^{1/10} \Sigma$	+74,8	+38,1	+0,1	+7,5	+36,4	+40,1

Tabelle XI. Einfluß der Temperatur auf die Lage der  
Kardinalpunkte.

T = Temperatur in ° C. + = Maximum. — = Minimum.

T.	+	—		T.	—	+		
16,5	50'	65'	Minuten nach Einsetzen der Lichtwirkung	16,5	40'	60'	Minuten nach Einsetzen der Lichtwirkung	
17,0	45'	65'		16,5	40'	70'		
17,0	45'	60'		17,5	40'	65'		
17,5	45'	55'		17,5	40'	60'		
18,0	40'	60'		18,0	35'	65'		
18,0	45'	55'		18,5	40'	65'		
18,5	40'	50'		18,5	40'	50'		
19,5	40'	55'		19,0	35'	55'		
19,5	45'	60'		21,6	35'	50'		
20,0	45'	60'		22,6	30'	55'		
20,2	45'	60'		Wachstum				
21,0	50'	65'						
22,2	35'	50'						
22,5	40'	55'						
22,6	40'	55'						

Krümmung

ganges, der allein durch die primäre Lichtwirkung bestimmt wird, von der Temperatur relativ unabhängig ist.

8. Endlich will ich noch mit einigen Worten auf den ausgesprochen wellenförmigen Verlauf aller beschriebener Reaktionen eingehen.

Sierp (15, S. 137) beobachtet diese Rhythmik nur bei Wachstumsvorgängen und schreibt sie einer doppelten Wirkung des Lichtes zu, von denen (15, S. 162) nur die eine für die Lichtkrümmung in Betracht kommen soll. — (Daß auch der Krümmungsvorgang wellenförmig verläuft, hat er allerdings nicht beachtet.)

Schon Blaauw (2, S. 110ff.) weist darauf hin, daß wir in der Photochemie ähnlichen rhythmischen Reaktionsformen begegnen. Die Solarisationsvorgänge der photographischen Platte z. B. können in diesem Sinne recht gut mit den Lichtreaktionen der Pflanze verglichen werden. So, wie die Krümmung des Avenakeimlings bei geringen Lichtmengen positiv, bei stärkeren aber negativ ausfällt, um bei noch weiterer Energiesteigerung wieder positiv zu werden, so sehen wir auch, wie auf der photographischen Platte »normale« Lichtmengen von 10 MKS. ein Negativ hervorrufen, während »Überlichtung« ein Positiv zur Folge hat, das bei stärkster Lichtwirkung wieder in ein Negativ übergehen kann.

Diese, Solarisation genannte Erscheinung fand erst in den letzten Jahren eine Erklärung: das normale Negativ kommt dadurch zustande, daß Silberbromid an den belichteten Stellen zu Subbromid reduziert wird. — Bei diesem Prozeß entsteht natürlich freies Brom. Setzt man nun die Belichtung noch weiter fort, so tritt das jetzt in zu großer Menge vorhandene Halogen wieder in Reaktion mit dem Subbromid und oxydiert es zum Bromid. So entsteht das positive Bild. — Bei noch längerer Einwirkungsdauer des Lichts wird endlich auch das sekundär entstandene Silberbromid reduziert, wir bekommen daher wieder ein Negativ.

---

Ich habe vor, in weiteren Arbeiten den photochemischen Charakter der Lichtwachstumsreaktionen zu untersuchen und

vor allem den Solarisationsverlauf der Permeabilitätsänderungen zu verfolgen.

Außerdem werde ich auch andere Reizvorgänge daraufhin studieren, ob der primäre Effekt der einwirkenden Energie eine Permeabilitätsveränderung ist, die dann den Bewegungsvorgang lenkt.

Am Ende der Arbeit möchte ich Herrn Prof. Dr. O. Renner für das große Interesse und die Anregungen danken, durch die er meine Untersuchungen gefördert hat, und ebenso auch für die großzügige Anschaffung der technischen Hilfsmittel.

Für das bereitwillige Entgegenkommen, das mir den Bau meines Auxanometers in den Werkstätten des physikalischen Instituts ermöglichte, bin ich Herrn Geheimrat Prof. Dr. M. Wien zu großem Dank verpflichtet, für die freundliche Beratung in optischen und physikalisch-chemischen Fragen den wissenschaftlichen Mitarbeitern der Zeiß-Werke Herrn Dr. Köhler und Dr. M. Herschkowitsch.

Botanisches Institut der Universität Jena.  
Februar 1922.

## Literaturverzeichnis.

### I. Experimentelle Arbeiten.

1. Arisz, H. W., Untersuchungen über den Phototropismus. Rec. trav. bot. Néerlandais. 1915. **12**. Livr. 1.
2. Blaauw, A. H., Die Perzeption des Lichtes. Ebenda. 1909. **5**.
3. —, Licht und Wachstum I. Zeitschr. f. Bot. 1914. **6**.
4. —, Licht und Wachstum II. Ebenda. 1915. **7**.
5. —, Licht und Wachstum III. Meded. v. d. Landbouwhoogeschool. 1918. **15**.
6. Boysen-Jensen, P., Über die Leitung des phototropischen Reizes in der Avenakoleoptile. Ber. d. d. bot. Ges. 1913. **31**.
7. Clark, O. L., Über negativen Phototropismus bei Avena sativa. Zeitschr. f. Bot. 1913. **5**.
8. Guttentberg, H. v., Untersuchungen über den Phototropismus der Pflanzen. Ber. d. d. bot. Ges. 1919. **37**.
9. Lepeschkin, W. W., Zur Kenntnis des Mechanismus der photonastischen Variationsbewegungen und der Einwirkung des Beleuchtungswechsels auf die Plasmamembran. Beih. bot. Centralbl. 1909. **24**. (I.)
10. Pálal, A., Über phototropische Reizleitung. Jahrb. f. wiss. Bot. (Pringsh.) 1919. **58**.



11. Rothert, W., Über Heliotropismus. Beitr. z. Biol. d. Pflanz. (Cohn). 1896. 7.
12. Sierp, H., Über Lichtquellen bei pflanzenphysiologischen Versuchen. Biol. Centralbl. 1918. 38.
13. —, Ein Beitrag zur Kenntnis des Einflusses des Lichts auf das Wachstum der Koleoptile von *Avena sativa*. Zeitschr. f. Bot. 1918. 10.
14. —, Über den Einfluß geringer Lichtmengen auf die Zuwachsbewegungen der Koleoptile von *Avena sativa*. Ber. d. d. bot. Ges. 1919. 37.
15. —, Untersuchungen über die durch Licht und Dunkelheit hervorgerufenen Wachstumsreaktionen usw. Zeitschr. f. Bot. 1921. 13.
16. Stark, P., Studien über traumatotrope und haptotrope Reizleitungsvorgänge. Jahrb. f. wiss. Bot. 1921. 60.
17. Tröndle, A., Einfluß des Lichtes auf die Permeabilität der Plasmahaut. Ebenda. 1910. 48.
18. Vogt, E., Über den Einfluß des Lichts auf das Wachstum der Koleoptile von *Avena sativa*. Zeitschr. f. Bot. 1915. 7.
19. Vries, M. S. de, Einfluß der Temperatur auf den Phototropismus. (Rec. trav. bot. Néerlandais. 1914. 11.
20. Zollikofer, C., Über die tropistische Wirkung von rotem Licht auf Dunkelpflanzen von *Avena sativa*. Koninkl. Akad. Wetensch. Amsterdam Proceedings. 1920. 23, 4.

## II. Theoretische Arbeiten.

21. Bremekamp, C. E. B., Theorie des Phototropismus. Rec. trav. bot. Néerlandais. 1918. 15.
22. Sande-Bakhuyzen, H. L. v. d., Photo-growth reaktion and disposition to light in *Avena sativa*. Koninkl. Akad. Wetensch. Amsterdam Proceedings. 1919. 22, 1.

## III. Nach Abschluß der Untersuchungen erschienene Arbeiten.

23. Blaauw, A. H., and Tollenaar, D., Light- and dark-adaptation of a plant-cell. Koninkl. Akad. Wetensch. Amsterdam Proceedings. 1921. 24, 1—3.
24. Tröndle, A., Über den Einfluß von Verwundungen auf die Permeabilität. Beih. bot. Centralbl. Abt. II. 1921. 38, 3.
25. Zollikofer, C., Über den Einfluß des Schwerereizes auf das Wachstum der Koleoptile von *Avena sativa*. Rec. trav. bot. Néerlandais. 1921. 18, 3.



## Besprechungen.

### **Lundegårdh, H., Zelle und Cytoplasma.**

Handbuch der Pflanzenanatomie. Bd. I. Berlin. 1921. Lief. 1. 192 S.  
95 Abb.

### **Tischler, G., Allgemeine Pflanzenkaryologie.**

Ebenda. Bd. II. Berlin. 1921. Lief. 2 und 3. 384 S. 241 Abb.

Die beiden vorliegenden Bände stellen die ersten Lieferungen des seit längerer Zeit erwarteten Handbuchs der Pflanzenanatomie dar, das von Linsbauer herausgegeben wird. Einer Begründung für die Notwendigkeit des im Entstehen begriffenen Werkes bedarf es nicht. Eine zusammenfassende kritische Darstellung der ungeheueren anatomischen und zytologischen Literatur fehlte bisher völlig und ist ein dringendes Bedürfnis für alle diejenigen geworden, die sich mit den hierher gehörigen Fragen beschäftigen. Aber auch darüber hinaus wird es als Nachschlagewerk für jeden Botaniker von größter Bedeutung sein. Die auf dem Umschlag wiedergegebene Inhaltsübersicht über die Gliederung des ganzen Werkes läßt seinen endgültigen Umfang nicht völlig überblicken, es geht aber aus ihr hervor, daß das Handbuch, welches in 2—3 Jahren abgeschlossen sein soll, eine größere Anzahl umfangreicher Bände umfassen wird. Bei den heutigen enormen Kosten, die die Drucklegung eines solchen Werkes verursacht, ist es zu begrüßen, daß einzelne in sich abgeschlossene Teile gesondert abgegeben werden.

Die Lieferung 1 umfaßt den ersten Teil des I. Bandes, Zelle und Cytoplasma von Lundegårdh. Sie beginnt mit einer Darstellung der historischen Entwicklung der Pflanzenanatomie und Zellenlehre aus der Feder des gleichen Autors, die in anschaulicher Weise die Geschichte dieser Teilgebiete der Botanik behandelt.

Hieran schließt sich der I. Abschnitt »Die Zelle« (von S. 63—192), der mit der vorliegenden Lieferung noch nicht abgeschlossen ist. Erschöpfend wird hier alles, was über die Zellenlehre bekannt ist, kritisch bearbeitet. Die einzelnen Kapitel behandeln: Zelle und Protoplasma; Die Bedeutung der morphologischen Gliederung der Zelle; Lage und Symmetrieverhältnisse der Zelle; Größe der Zelle; Form der Zelle; Die

Mittel, durch welche die behäuteten Protoplasten in Verbindung miteinander treten: Die morphologische und physiologische Bedeutung und die möglichen Ursachen des zelligen Aufbaus: Die Anordnung der Zellwände in den Geweben: Die Gewebearten und Gewebesysteme, und schließlich, noch nicht abgeschlossen, die physikalische und chemische Organisation der Zelle. Auf Einzelheiten einzugehen, ist hier nicht am Platze. Besonders muß hervorgehoben werden, daß bei der Aufstellung der Definitionen für Zelle, Kern und dergleichen jeglicher Schematismus vermieden wurde. Die eingehende Berücksichtigung der im Zelleben sich abspielenden physiologischen Vorgänge rundet die Darstellung in wertvoller Weise ab. Zu bedauern ist, daß im Text jeder Hinweis auf die zahlreichen gut gewählten Abbildungen fehlt.

Die 2. und 3. Lieferung bieten den ersten Teil der Allgemeinen Pflanzenkaryologie von Tischler. Was über die Notwendigkeit des ganzen Werkes gesagt wurde, gilt für diesen Teil ganz besonders. Eine solche Zusammenfassung der ganzen Lehre vom Zellkern ist für jeden Botaniker außerordentlich wertvoll. In eingehender Weise werden die morphologischen, physiologischen und physikalisch-chemischen Probleme, die der Zellkern bietet, auseinandergesetzt, und die kritische Bearbeitung der gesamten karyologischen Literatur bietet dem Leser ein klares Bild über den heutigen Stand aller dieser Fragen. Wenn dabei an einigen wenigen Punkten die Auffassungen des Verf.s nicht ganz geteilt werden können, so fällt das gegenüber der wertvollen Gesamtdarstellung nicht ins Gewicht. Teilweise möchte eine Gliederung in kleinere Abschnitte im Interesse der Übersichtlichkeit wünschenswert erscheinen.

In dieser ersten Hälfte des Buches werden besprochen: Allgemeines über den Ruhekern und seine äußere Morphologie: Die morphologische Struktur, wobei die einzelnen Bestandteile des Kerns eine eingehende Bearbeitung erfahren: Der Ruhekern als Komponente des lebendigen Zellganzen, ein Kapitel, das unsere Kenntnis über die Physiologie des Kernes sehr geschickt zur Darstellung bringt: Die typische Kernteilung, bei deren Besprechung von den niederen Pflanzen zu den höheren fortgeschritten wird; und schließlich die allotype Kernteilung, deren Behandlung inmitten der Thallophyten abbricht. Zahlreiche gute Abbildungen veranschaulichen das Gesagte.

Dem Verlag muß Anerkennung gezollt werden für die vorzügliche Ausstattung der 3 Lieferungen. Es ist zu wünschen, daß die übrigen Teile diesen ersten Lieferungen nicht nachstehen und daß sich das Erscheinen des ganzen Werkes in der vorgesehenen Frist durchführen läßt. Dann wird das Handbuch fraglos eine unschätzbare Bereicherung unserer botanischen Literatur darstellen. Konrad L. Noack.

**Knowlton, F. H.,** Evolution of geologic climates.

Bull. Geol. Soc. America. 1919. 30, 499—566.

Verf. läßt mit Beziehung auf die paläothermalen Probleme die einzelnen fossilen Floren Revue passieren, um noch einmal darzutun, was schon andere Forscher vor ihm getan haben, daß man bei Betrachtung der Verbreitung der fossilen Floren und ihrer biologischen Verhältnisse nicht darüber hinweg kommt, daß in vielen früheren Perioden die Ausbildung der klimatischen Zonen kaum merklich oder nur in weit geringerem Maße vorhanden gewesen sein kann als es jetzt der Fall ist. Er findet, daß selbst im Tertiär noch nicht entfernt eine so fühlbare zonale Gliederung der Klimate spürbar sei als in der Gegenwart, und daß man in den älteren Perioden erst recht auf diese Anomalien der Wärmeverteilung auf der Erde stoße. Man kann ihm darin wohl im großen und ganzen beipflichten, wenn er auch für das Tertiär die klimatische Lage etwas zu günstig beurteilen dürfte. Er sucht nun dies Verhältnis zu »erklären«, da er der Ansicht ist, daß die Forschung sich bei dieser für uns heute nicht faßbaren Tatsache nicht beruhigen dürfe, sondern auch die Ursachen zu finden suchen müsse. Die Hypothesen, die er heranzieht, sind eigentlich nichts Neues, neu ist vielleicht nur die Kombination der zwei von ihm herangezogenen. Er greift zurück auf die alte Vorstellung, daß in früheren Perioden, und zwar noch bis zum Ende des Tertiärs, das heiße Erdinnere auf die Oberfläche erwärmend eingewirkt habe und dadurch die Gegensätze gemildert habe; andererseits wäre dadurch eine stärkere Verdunstung des Meeres- und Oberflächenwassers auf der Erde erfolgt, was wiederum zur Bildung eines fast perpetuierlichen Wolkenschleiers um die Erde Veranlassung gegeben habe, der die Wirkung der Insolation abgeschwächt habe. An und für sich habe diese immer zur Bildung von klimatischen Zonen auf der Erde führen müssen, vorausgesetzt, daß die Neigung der Ekliptik etwa dieselbe gewesen sei wie heute. Größere Verlagerungen des Pols lehnt Verf. ab. — Ref. hat sich auch viel mit diesen Problemen beschäftigt, muß aber erklären, daß er dem Verf. nur zum Teil folgen kann. Zweifellos hat Kn. mit der Ansicht der geringeren Ausbildung der Klimazonen in früheren Epochen recht, und in der Ablehnung der Polwanderungen kann man ihm auch vom Standpunkt der Paläobotanik beistimmen, obwohl gerade diese Wissenschaft früher diese Möglichkeit in den Bereich der Möglichkeit gezogen hatte. Die Ursachen für diese Anomalien werden uns wohl noch auf lange, wenn nicht auf immer, verborgen bleiben. Dies leuchtet ein, wenn man bedenkt, daß noch nicht einmal die Ursache der letzten Eiszeit, in der wir — geologisch gesprochen — noch mit einem Fuß darin stehen, auch nur irgendwie



annähernd geklärt ist. Hypothesen dafür sind mehrere da, die aber natürlich nicht als »Erklärungen« gelten können. Auch der Löß ist in seiner Entstehung noch ebenso ungeklärt, worauf am besten hindeutet, daß für beide Erscheinungen von einer Reihe von Forschern kosmische Ursachen für nötig gehalten werden. Transzendentalgeologie ist aber eine ziemlich unfruchtbare Wissenschaft, wenn man derartige Phantasien überhaupt als Wissenschaft bezeichnen will. Die Anschauung von dem erwärmenden Einfluß des heißen Erdinnern auf die Oberfläche, die Verf. bis etwa zum Ende des Tertiärs in Anspruch nimmt, scheint doch mit sonstigen Befunden gerade auch paläobotanischer Art kaum vereinbar. Die andere Hilfhypothese dürfte auf noch schwächeren Füßen stehen.

W. Gothan.

**Scott, D. H.,** The present position of the theory of descent, in relation to the early history of plants.

Rep. Brit. Assoc. Edinburgh. 1921. 17 S. Sect. K. Presidential Address.

Der Verf. nimmt in dieser Schrift besonders Bezug auf die Erörterungen von Church (Thalassiophyta and the subaërial transmigration, Oxford 1919) und die neueren Entdeckungen in der alt-devonischen Flora, wie sie von Kidston, Lang und Halle gemacht worden sind; auch die zusammenfassende Schrift des verstorbenen Arber wird herangezogen. Church erörtert in der genannten Publikation die vermutliche Art und Weise des Übergangs der Meerwasserflora in eine Landflora. Von den einfachsten Algenformen ausgehend, unterwirft er die verschiedenen Gruppen dieser Pflanzenwelt einer näheren Betrachtung und findet, daß speziell die tangartigen großen Algen aus den Gruppen der Phäophyceen, die Laminarien und dergleichen schon verhältnismäßig weit in der anzunehmenden Richtung zur Ausbildung eines Landpflanzen-typus vorgebildet erscheinen. Er glaubt, daß der Übergang zum Landleben bereits zu sehr früher Zeit, nämlich im Präkambrium, geschehen sei, und daß der speziell den Vortypus der ersten Landpflanzen bildende Algentypus verschieden von allen heute lebenden Formen gewesen sei, daß er aber eine Anzahl Eigenschaften von geeigneten Formen kombiniert enthalten habe, daß er auch höher und komplizierter als alle bekannten Algenformen gewesen sei. Scott macht nun darauf aufmerksam, daß aus so alten Perioden zwar keine Fossilien als Beläge dieser (übrigens schon im Prinzip von andern Forschern vertretenen Anschauungen) vorlägen, daß aber die älteren Devonpflanzen bis zu gewissem Grade als Verifikationen solcher hypothetischer Typen angesprochen werden könnten, und zwar besonders die Rhyniaceen (Zeitschr. f. Bot., 1920, **12**, 583), neben denen auch schon verwickeltere

Formen wie *Asteroxylon* existiert haben. Das Alter der Psilophyten und Rhyniaceen dürfte daher höher als bekannt angenommen werden können (worauf ja auch die Auffindung einer solchen Form im Ober-silur deutet). — Verf. geht dann über zu einer Betrachtung der »farn-artigen Samenpflanzen« und findet, daß unsere Kenntnisse in letzter Zeit da nicht viel weiter gekommen sind, daß wir zwar eine Reihe von verschiedenen Pteridospermenphyla unterscheiden können, daß aber bei den wenigsten die Fruktifikationsorgane bekannt geworden sind. Bemerkenswert erscheint ihm besonders die generelle Übereinstimmung der Samenstruktur der Pteridospermen und Cordaitales, die gleichzeitig den Samen von Ginkgo und Cycadeen am meisten ähneln. Wie aber in Wahrheit die Verwandtschaft der nur vegetativ bekannten Pteridospermen mit den vollständig bekannten zu beurteilen ist, muß noch offen bleiben. Insbesondere, ob da Typen vorliegen, die sich in parallelen Linien entwickelt haben oder auf einen gemeinsamen Urstock zurückgehen; solche Parallel-Formen scheinen z. B. die Medullosen und Cladoxyleen gewesen zu sein. Ob also etwa die Samenpflanzen durch eine Pteridospermenphase gegangen sind oder ob da wiederum selbstständige Entwicklungen polyphyletischer Art vor sich gegangen sind, ist ebenfalls dunkel. »Wir verfügen über einen Komplex gesicherter Tatsachen, aber vom Standpunkt der Deszendenztheorie geben diese von den Fossilen gebotenen Tatsachen mehr Rätsel auf als sie lösen.« Dieses Bekenntnis von Scott dürfen wir wohl zugleich als Dämpfer einer allzu spekulationsfrohen Richtung verstehen, die sich unter den mit der Paläobotanik in Fühlung stehenden englischen Botanikern, weit mehr aber noch unter den amerikanischen bemerkbar macht. W. Gothan.

**Scott, D. H.,** The relations of the seed plants to the higher cryptogams.

Rep. Brit. Assoc. Bournemouth. 1919. 1 S. Sect. K.

Verf. macht mit allem Nachdruck darauf aufmerksam, daß trotz aller vegetativen Ähnlichkeit von echten Farnen und Pteridospermen die Verwandtschaft zwischen beiden doch nur entfernt ist. Eigentlich haben nur die Belaubung und die präsumptiven Mikrosporangienorgane etwas miteinander zu tun, die Anatomie der Stämme usw. und die Samen haben mit nichts Farnartigem Ähnlichkeit. So mögen beide Linien schon immer getrennt gewesen sein, und es ist sehr fraglich, ob überhaupt ein gemeinsamer Ursprung beider Gruppen angenommen werden kann. Anders liegt die Sache bei den Lepidospermen, wo die samenartigen Makrosporangien mit durchaus lykopodialenhaften vegetativen Organen in sicherer Verbindung stehen. W. Gothan.

**Kubart, B.,** Ist *Taxodium distichum* oder *Sequoia sempervirens* Charakterbaum der deutschen Braunkohle?

Ber. d. d. bot. Ges. 1921. 39, 26—30.

Verf. hat Holz von *Taxodium mexicanum* untersuchen können und findet, daß es nicht so starke Verdickungen der Holzparenchymquerswände hat, wie bei *T. distichum* angegeben werden, sondern sich mehr dem Verhalten von *Sequoia sempervirens* anschließt. Er hält daher die von Gothan und Kräusel gemachten Unterscheidungen der Hölzer der genannten Arten in der Braunkohle nicht für sicher, sondern verlangt noch eine weitere Überprüfung der Angelegenheit. Er stellt damit die Erkennbarkeit dieser beiden Hauptbraunkohlenbäume in Frage.

W. Gothan.

**Kräusel, R.,** Ist *Taxodium distichum* oder *Sequoia sempervirens* Charakterbaum der deutschen Braunkohle?

Ber. d. d. bot. Ges. 1921. 39, 259—263.

Die Mitteilung ist eine Antwort auf die Kubartsche Äußerung oben. Kräusel hat eins der Präparate von Kubart seinerseits untersucht und es auch andern versierten Autoren (ohne Angabe des Zwecks) zur Bestimmung übergeben, die sich für *Taxodium* entschieden hatten, so daß die benutzten Merkmale durchaus standgehalten haben; Gothan hatte auch ganz richtig erkannt, daß in dem Holz etwas zu jugendliches Holz vorläge, was Kubart übrigens selbst hervorgehoben hatte. Es ist im Gegensatz zu der Kubartschen Ansicht als sehr befriedigend zu begrüßen, daß auch das Holz der noch ununtersuchten *Taxodium*-Art sich verhält wie die bisher allein in Betracht gezogene Art *T. distichum*. Kubart hat also die alte holzanatomische Diagnostizierung der *Taxodium*-Hölzer eher gestärkt als geschwächt. Die Frage, ob das eine oder andere *Taxodium* für die Braunkohle eher in Rücksicht zu ziehen ist, wird die Zukunft entscheiden, und Ref. kann hinzufügen, daß diese Frage mit Bezug auf die von ihm und Kräusel vertretene Ansicht der größeren Trockenheit der Braunkohlenmoore erneut an Bedeutung gewonnen hat. Untersuchungen über diese auch für die Biologie der Braunkohlenmoore grundlegenden Fragen sind im Gange. W. Gothan.

**Edwards, W. N.,** Fossil coniferous woods from Kerguelen islands.

Ann. of Bot. 1921. 35, 609—617. T. 23.

Verf. hat die öfter untersuchten fossilen Hölzer von Kerguelen neu untersucht, und findet außer einigen unbestimmbaren Dikotylenhölzern zwei Sorten von Koniferenholz, ein *Cupressinoxylon* (*C. antarcticum*



Beust) und das bekannte *Dadoxylon kerguelense* Seward, das als Nachweis der Präexistenz der *Araucariaceen* in diesem Teil der Südhemisphäre von großer pflanzengeographischer Bedeutung ist. Leider kann das geologische Alter noch immer nicht genauer bestimmt werden; insbesondere, ob jüngeres oder älteres Tertiär vorliegt. W. Gothan.

**Edwards, W. N.**, On a small *Bennettitalean* flower from the Wealden of Sussex.

Ann. and Mag. nat. history. 1921. 7, 440—442. T. XII.

—, Note on *Parca decipiens*.

Ebenda. 442—444. T. XII.

In der ersten Note beschreibt der Verf. eine kleine *Bennettiteenblüte* vom Habitus einer sehr kleinen *Williamsonia*, an der er auch Reste der Synangien und Pollen nachweisen konnte; im Zentrum der Blüte scheint ein weibliches Organ zu sitzen, über das leider nichts Näheres herauszubringen ist. Danach wäre dies die erste bisexuelle Blüte vom *Williamsonia*-Typus; Verf. zieht es aber vor, sie mit der als bisexuell schon bekannten *Williamsoniella* zu vereinigen und nennt sie *W. valdensis*.

Die zweite Notiz macht mit einem Stück von *Parca* bekannt, wo die Sporangienkörper, die von Don und Hickling als die ganze Pflanze repräsentierend angesprochen waren, noch an einem Stiel ansitzen, der an einem dickeren Stengel sitzt. Danach sind die Akten über diese Pflanze der Devons auch noch nicht geschlossen, und sie hat vielleicht eine kompliziertere Organisation besessen, als man bisher annahm. Neue Untersuchungen im Felde werden nötig sein, um das Problem zu klären.

W. Gothan.

**Kräusel, R.**, Über einige Pflanzen aus dem Keuper von Lunz (Nieder-Österr.).

Jahrb. Preuß. Geol. Landesanstalt. 1921. 41, I, 1, 192—209. T. 9—11.

Verf. hat einige von Gothan früher begonnene Untersuchungen fortgesetzt, die sich mit einigen Formen der Lunzer Keuperflora befassen, und zwar mit einer *Baiera*, *Pterophyllum longifolium* und *Macrotaeniopteris simplex*. Die *Baiera* ist nach den Auslassungen von Kräusel identisch mit *Sturs Clathrophyllum lunzense*, dessen Bedeutung bisher recht rätselhaft war. Die Struktur des Blattes war offenbar sehr dicklederig, die Stomata waren beiderseits ziemlich gleich verteilt. Am nächsten unserer Art dürfte *B. spectabilis* Nath. stehen. Die Stomata stimmen gut mit denen von *Ginkgophyten* überein. Bei dem *Pterophyllum* wurde die Epidermalstruktur auch untersucht und



nur auf der Unterseite Stomata gefunden. Am wichtigsten sind die Ergebnisse bei der *Macrotaeniopteris*; die von Leuthardt als *Taeniopteris siliquosa* beschriebenen Blätter sind nicht steril, sondern als fertile Blätter der genannten Art aufzufassen. Sie bilden hülsenartige Fruktifikationen, die im Innern der »Hülse« zahllose mit Sporangiensäcken erfüllte Sporangien bergen; sie scheinen zu zwei einen Sorus zu bilden. Die Hülse entsteht durch »Zusammenklappen« des Blattes nach der Trace der Mittelrippe. Sporen wurden in zahlloser Menge gewonnen. Ob ein Farn vorliegt oder ein Cycadophytenotypus, muß vorderhand fraglich bleiben. Es ist zu wünschen, daß bei der weiteren Bearbeitung der sehr wichtigen Lunzer Flora, die Krasser vornimmt, auch die modernen Untersuchungsmethoden in ähnlicher Weise wie hier zur Anwendung gelangen.

W. Gothan.

**Renier, A.,** Decouverte d'echantillons fertiles d'*Omphalophloios anglicus* Stbg. sp.

Ann. Soc. Scient. Bruxelles. 1920. 3. Section. 7 S.

Eine wichtige Mitteilung, da bisher noch keine fertilen Exemplare der eigenartigen Gattung bekannt waren. Zunächst hat Verf. durch Studium eines Stücks in Washington eingesehen, daß seine frühere Aufstellung des Stammes verkehrt war, die von Kidston und White aber richtig. Die etwa mit einem gotischen Bogen vergleichbare Skulptur der Blattnarben der Stämme liegt also auf der Oberseite der Blattnarbe. Die Natur dieser Struktur hat Verf. nun an einem belgischen Stück herausbringen können: es ist der persistierende Abdruck eines Sporangiums, bei dem er auch an einem Stück noch Reste der Sporen nachweisen konnte. Die Gattung hatte also ähnlich wie *Pinacodendron* keine eigentlichen Zapfen, sondern die Sporangien saßen an Ästen, die den vegetativen ähnlich waren; auf der Oberseite jedes Blattes ein Sporangium, das auch nach dem Abfall und der Entleerung noch die bogenförmigen Eindrücke hinterließ. Ref. möchte noch hinzufügen, daß die Gattung wohl wie *Cyclostigma* zu den eligulaten *Lycopodiales* gehören dürfte, nicht zu den *Lepidophyten*.

W. Gothan.

**Kidston, R., and Lang, W. H.,** On old red sandstone plants showing structure from the Rhynie chert bed, Aberdeenshire. III. *Asteroxylon Mackiei* Kidston and Lang.

Transact. Roy. Soc. Edinburg. 1920. 52, III, 643—680. T. 1—17.

Die Verff. setzen hier die Reihe ihrer so wichtigen Publikationen über die altdevonische Flora von Schottland fort (vgl. Zeitschr. f. Bot.

1920, 12, 583). *Asteroxylon*, mit dem sich dieser Teil befaßt, stellt unter den dort in dem altdevonischen »Torf« gefundenen Pflanzen den in der Organisation am weitesten vorgeschrittenen und kompliziertesten Typus vor. Die Pflanze bestand aus blattlosen Rhizomen, die sich nach oben in verzweigte Stämmchen mit zahllosen sie dicht umkleidenden Blättchen fortsetzten, im Gegensatz zu den Rhyniaceen, die blattlos waren. Die zentrale Stele des Rhizoms war einfach zylindrisch, während die des Stammes sternförmig (etwa von der Form der von *Lycopodium*) war und nach den Blättern zahlreiche Blattspuren entsandte. Der Zusammenhang der sporangientragenden Teile mit den genannten vegetativen ist nicht mit aller Bestimmtheit bekannt, aber sehr wahrscheinlich. Diese fertile Region bestand aus zarten, verzweigten, blattlosen Stielen, die bohnenförmige, mäßig große Sporangien trugen, mit Öffnung am freien breiteren Ende. Die Wurzeln trugen kleine seitliche Auszweigungen, die wohl physiologisch als Wurzeln gewirkt haben müssen. Irgendwelche Wurzelhaare sind nicht vorhanden, im Gegensatz zu den sonst einfacheren Rhynien, die ähnlich wie die Moose Rhizoiden trugen. Sehr interessant ist nun die Struktur des Stammes im einzelnen; zunächst die Übergangsregion vom Rhizom zum Stamme: sie zeigt kleine Niederblätter; das Xylem wird allmählich sternförmig, gibt Blattspuren ab und zeigt noch einfache Rindenstruktur wie die Rhizome. Die Stämmchen und deren Verzweigungen zeigen komplizierteren Bau; ihre Dicke geht etwa von 1 mm bis 1 cm. Die Blätter sind durchaus moosartig, ohne Ader und Leitbündel, denn die vom Zentralxylem ausgehende Blattspur macht an der Basis der Blätter halt, tritt nicht in das Blatt selbst ein. Die Epidermis zeigt deutliche Stomata. Die innere Rinde zeigt eine Dreigliederung; die mittlere zeigt vertikal stehende Gewebeplatten mit großen radial gerichteten Lakunen in dem Gewebe, eine Struktur, die sehr an die von Sumpf- oder Wasserpflanzen erinnert. Die Tracheiden des Xylems zeigen nur Spiralverdickungen. Phloem ist auch beobachtet, es umgibt die Stele. Die Sporangien der fertilen, dazu gerechneten Achsen sind zu Tetraden geordnet. Die Pflanze findet sich mit den anderen Formen zusammen, aber nicht in dem oberen Teile der Ablagerung. Die Verff. stellen die Gattung als besondere Familie in die Reihe der Psilophytales, bemerken aber, daß in bezug auf die fertilen Organe, da der Zusammenhang nicht ganz gewiß ist, Reserve notwendig ist. In der Tat steht trotz großer Unterschiede diese Gattung den Rhyniaceen noch näher als irgendwelchen bekannten Pteridophyten, lebenden wie fossilen. In den Schlußkapiteln der Abhandlung beschäftigen sich die Verff. mit Vergleichen der Pflanze mit anderen Formen; sie erinnern besonders an die vegetative Ähnlichkeit mit der

Dawson'schen Rekonstruktion von *Psilophyton princeps*; die dichte Beblätterung erinnert auch an Nathorst's *Thursophyton Milleri*. Schließlich befassen sie sich mit der Hypothese Ligniers betr. die Entwicklung der Pteridophyten und die Bedeutung der vorliegenden Pflanze dafür, sowie mit den Anschauungen von Halle in dieser Richtung. Sie erklären sich im ganzen mit den Spekulationen Ligniers einverstanden, der eine Abzweigung des Pteridophyten- und Filicineenstocks von primitiven Landpflanzen annimmt, als welche die *Psilophytales* zweifellos gelten müssen. Die Ablagerung wird noch mehr interessante und wichtige Ergänzungen unserer Kenntnis von den alten Landpflanzen zutage fördern. Darüber soll bald berichtet werden.

W. Gothan.

**Carpentier, A.,** Notes d'excursions paléobotaniques a  
Chalonnnes et Montjean (Maine et Loire).

Bull. Soc. Géolog. France. 1920. 4. Ser. 19, 262—272. T. 7—8.

—, Contribution à l'étude des fructifications du Culm de  
Mouzeil (Loire-Inférieure).

Rev. Gén. Bot. 1920. 32, 337—350. T. 5—6.

Carpentier befaßt sich neuerdings auch mit den namentlich unterkarbonischen Floren der unteren Loire (Becken von Nantes), und zwar sucht er namentlich, wie auch in Nord-Frankreich, Fruktifikationen von Farnen und Pteridospermen zu finden. Es ist ihm auch gelungen, eine Anzahl solcher in den dortigen Ablagerungen ausfindig zu machen. E. Bureau hatte diesen Dingen weniger Aufmerksamkeit gewidmet, und so konnte der Verf. eine Anzahl neuer Typen dort auffinden; leider ist, wie meistens, die Zugehörigkeit zu bestimmten Pflanzenformen nicht mit Gewißheit herauszubringen, und man kann manchen Franzosen den Vorwurf nicht ersparen, daß sie öfter nicht mit der nötigen Reserve beim Zusammentun der getrennt gefundenen Teile verfahren. Carpentier glaubt u. a., die Samen der dort sehr häufigen *Sphenopteris Dubuissonis* gefunden zu haben, eine *Lagenospermum*-art, wie es bei der sonstigen Verwandtschaft der Art auch zu erwarten ist. Es soll hier nicht weiter auf die Einzelheiten der Mitteilungen eingegangen werden; derartige Untersuchungen sind nötig, und können auch nur im Felde von bewanderten Paläobotanikern mit Nutzen betrieben werden; jedoch soll hier einmal vor eiligen Schlüssen betr. der Zusammengehörigkeit von Samen mit gewissen Laub- usw. Resten gewarnt werden. Sie sind oft mehr Fingerzeige als Gewißheiten.

W. Gothan.



**Zalessky, M. D.,** Sur le sapropélite marin de l'âge silurien formé par une algue cyanophycée.

Publ. Russ. Paläontol. Gesellsch. 1918. 1, 25—42. T. II—III.

—, Über einen durch eine Zyanalge gebildeten marinen Sapropel silur. Alters (Kuckersit).

Zentralbl. Mineral. etc. 1920. 77—94. 10 Abb. Aus dem Russ. von H. Lindenbein.

Das Gestein, in dem die im Titel genannten sapropelbildenden Algen vorkommen, hat sowohl im Kriege während der deutschen Besetzung Estlands, als auch nachher eine praktische Bedeutung gewonnen als Rohmaterial zur Gewinnung von Ölen und anderen bei der trockenen Destillation gewonnenen Produkten. Es findet sich im Ostseegebiet von Estland bis Petersburg in wechselnder Mächtigkeit von einigen Zentimetern bis zu einem Meter. Es ist, wie die darin enthaltenen Schalen von Tierfossilien beweisen, ein marines Gestein und als solches unter den algenführenden Sapropeliten eine bemerkenswerte Erscheinung. Das Gestein macht wie viele alte Gesteine der russischen Tafel bei der langen Ruhe derselben seit dem Paläozoikum einen sehr jugendlichen Eindruck, und demgemäß kann auch an der Mikrostruktur noch mehr studiert werden als an geologisch viel jüngeren Gesteinen. Zalessky hat darin noch Strukturen von Organismen gefunden, die an Kolonien von Cyanophyceen vom Habitus der lebenden *Gloeocapsa* erinnern. Er bezeichnet diese als *Gloeocapsomorpha prisca* und führt die Vergleichen näher aus. Das Mineral selbst nennt er Kuckersit, ein Name, der seitdem in der Praxis Eingang gefunden hat, nach einer Lokalität, an der die Substanz vorkommt. Wenn es natürlich bei der Erhaltungsweise des Materials vielleicht nicht möglich ist, die Verwandtschaft mit *Gloeocapsa* zu garantieren, so sieht man doch, daß Zalessky wohl im Prinzip das Richtige getroffen haben dürfte; auch der Ref. hat gelegentlich das Material mikroskopisch untersucht, und einen ganz ähnlichen Eindruck gewonnen wie der Verf., nämlich, daß Kolonien niederer Algen von *Gloeocapsa*-Habitus die Hauptmasse bilden. Das Material ist besonders interessant, weil es der älteste noch Struktur zeigende Sapropelit ist und demgemäß die darin beobachteten Algen zu den ältesten noch gut erkennbaren fossilen Algen überhaupt gehören. Unter den marinen Sapropeliten dürfte das Material, das bis ca. 20 % Öle enthält, erst recht einzig dastehen.

W. Gothan.

**Küster, Ernst,** Anleitung zur Kultur der Mikroorganismen.

Dritte vermehrte und verbesserte Auflage. Mit 28 Abb. im Text. B. G. Teubner, Leipzig und Berlin. 1921.

Das Küstersche Buch ist eine geschickte Zusammenstellung der zahlreichen, oft weit zerstreuten Angaben über die physiologischen



Grundlagen der Zucht von Mikroorganismen. Es bietet dem Mikrobiologen, und zwar in erster Linie dem botanischen Mikrobiologen, die sehr erwünschte Möglichkeit, sich rasch über einzuschlagende Methoden zu unterrichten, wenn es gilt, irgendwelche Mikroorganismen zu züchten. In einem Anhang wird auch kurz das nötige über die Kultur von Archegoniatensporen, Pollenkörnern, isolierten Zellen bzw. Gewebsteilen und ganzen höheren Pflanzen sowie Tieren mitgeteilt. Das Buch ist aus einer Rezeptsammlung hervorgegangen und zeigt die Vorzüge und Schwächen einer solchen. Der Vorteil liegt in der raschen Auffindbarkeit der Methoden und in den Hinweisen auf die Literatur, der Nachteil, der, wie ich glaube, gerade den Anfänger unbefriedigt läßt, darin, daß die »Anleitung« ihm nicht genügend bei der Überwindung zahlreicher kleiner, aber erfahrungsgemäß oft genug den Erfolg verhindernder Schwierigkeiten hilft. Ihm würde zweifellos mit einer ausführlicheren, dem Gange der Untersuchung eng angeschlossenen und auch die Beschaffenheit der Mikroorganismen selber berücksichtigenden Beschreibung wenigstens einiger wichtiger Beispiele noch besser gedient sein. Für eine neue Auflage seien mir folgende Hinweise gestattet. Als typischer Vertreter der Buttersäurebakterien wie der anaëroben stickstofffixierenden Bakterien hätte nicht *Bac. asterosporus*, sondern der überhaupt nicht genannte *Bac. amylobacter* zu gelten. Aufnahme verdienten die merkwürdigen Bakterien, die Paraffin, Benzin und andere Kohlenwasserstoffe zersetzen, und wenn schon Protozoen behandelt werden, hätten die Spirochäten, von denen ja manche kultivierbar sind, erwähnt werden können. Unter den Methoden der Sterilisierung durch Filtration sollte die Anwendung der vorzüglichen de Haënschen Membranfilter nicht vergessen werden. Aus der Schilderung der Kultur des *Azotobacter chroococcum* könnte der irrige Eindruck entstehen, als ob diese stickstoffbindende Bakterie empfindlich gegen gebundenen Stickstoff sei.

Miehe.

## Möller, H. P., Rhythmische Fällungserscheinungen in pflanzlichen Zellmembranen.

Kolloidchemische Beihefte. 1921. 14, 95—146.

Es gelang dem Verf., im Weizenkorn durch Behandlung mit Silber-salzlösungen rhythmische Fällungen hervorzurufen, die morphologisch durchaus den in gelatinösen Medien hervorgerufenen Ringen Liesegangs entsprechen und keinesfalls einen Rhythmus zur Darstellung bringen, der bereits irgendwie in den Membranen vorhanden oder vorgebildet wäre.

Es ist bisher nicht bekannt, welche Faktoren eben jene rhythmischen Fällungen, die in Gelatine zu erzielen sind, in anderen hydrophilen

Kolloiden ausbleiben lassen — noch viel weniger, wie sich die Unterschiede verschiedener Gelatinepräparate hinsichtlich ihrer Befähigung zur Entwicklung der Liesegangschen Ringe erklären mögen. Daher können wir auch aus der Erkenntnis, daß in den Zellwänden der Weizen- und anderer Gramineenfrüchte und in Zellmembranen anderer Art sich rhythmische Fällungen nachweisen lassen, vorläufig noch keine Schlüsse auf die Feinstruktur der Wände ziehen. Nicht einmal die Kolloidnatur der Membranen kann mit Sicherheit aus jenen Befunden erschlossen oder durch sie von neuem bewiesen werden, da sich rhythmische Fällungen in kolloiden Medien zwar besonders leicht und schön beobachten lassen, doch auch in Medien anderer Art sich bilden können.

Küster.

### **Romell, Lars Gunnar, Parallelvorkommen gewisser Boleten und Nadelbäume.**

Svensk bot. tidskr. 1921. 15, 204.

Verschiedene Boletusarten sind in ihrem Vorkommen an bestimmte Nadelhölzer gebunden, was die Vermutung nahe legt, daß es sich hier um spezialisierte Mykorrhizapilze handelt. So ist *Boletus elegans* nur unter Lärchen zu finden. Daß es nicht der Lärchenhumus ist, auf den der Pilz angewiesen ist, dafür spricht sein Vorkommen in jungen, neu angelegten Lärchenbaumschulen. Dasselbe gilt für das Verhältnis zwischen *Boletus luteus* und *Pinus montana*. Diesen Pilz fand Verf. an der Westküste Schwedens nur in Gesellschaft der erst seit kurzem dort eingeführten Bergkiefer, doch soll er dort auch mit *P. silvestris* vergesellschaftet sein. Unter den Hexenringen des Pilzes fanden sich stets die Wurzeln der Kiefer, grade unter den Fruchtkörpern war reichliches Mykorrhizamycel. Den strikten Beweis für die Mykorrhizanatur des Pilzes hält Verf. nur durch Kulturmethoden für erbringlich.

Rawitscher.

### **Waterhouse, W. L., Studies in the Physiology of Parasitism. VII. Infection of *Berberis vulgaris* by Sporidia of *Puccinia graminis*.**

Ann. of Bot. 1921. 35, 557—564.

Die Infektion der Berberitzenblätter durch Sporidien von *Puccinia graminis* geht nach dem Verf. durch mechanische und nicht durch chemische Einwirkung des Parasiten auf die Cuticula der Wirtspflanze vor sich. An einem von der Sporidie gebildeten mit einer Gallertschicht umkleideten Keimschlauch, oder auch an der Sporidie selbst, bildet sich ein schnabelartiger dünner Fortsatz, der von der (aus-

trocknenden?) Gallertschicht an die Cuticula angepreßt werden soll und diese durchdringt. Im Innern der Epidermiszelle angelangt, schwillt die Hyphe an und sendet Verzweigungen aus. Ähnlich ist das Verhalten von *Puccinia Malvacearum*.

Da Verf. seine Angaben nur auf die 19 Textfiguren stützt, hätte Ref. diesen etwas größere Deutlichkeit gewünscht. Rawitscher.

**Bauch, R.,** Kopulationsbedingungen und sekundäre Geschlechtsmerkmale bei *Ustilago violacea*.

Biol. Centralbl. 1922. 42, 9—38.

Die in Würzburg ausgeführte Arbeit enthält eine Reihe willkommener Ergänzungen zu Knieps »Untersuchungen über den Antherenbrand« (Diese Zeitschrift 1919). Der erste Teil beschäftigt sich mit den Bedingungen, unter welchen die Sporidienkopulation beim Antherenbrand eintritt, und findet, daß diese in erster Linie vom Sauerstoffgehalt der Nährlösung abhängt. Sind die Sporidien von einigen cm. Nährlösung überschichtet (Reagenzgläser), so kopulieren sie bedeutend schlechter als an der Oberfläche (Petrischalen), und Verf. weist experimentell nach, daß der Sauerstoffmangel der hemmende Faktor ist. Stark alkalische und schwach saure Lösungen wirken gleichfalls hemmend, ebenso Salze, Kohlehydrate und Eiweißkörper in höherer Konzentration. Licht spielt keine Rolle. — Die Kopulation erfolgt hier also nicht infolge Erschöpfung der Nährlösung.

In Knieps Untersuchungen hatte sich die Form des Antherenbrandes, die von *Dianthus deltoides* stammte, insofern abweichend verhalten, als das eine Geschlecht zahlenmäßig viel seltener auftrat und oft ganz ausfiel. Verf. findet nun im 2. Teil seiner Arbeit als Grund hierfür eine Hemmung, die die Sporidien dieses Geschlechts in Gelatinekultur erfahren. Je nach der verwendeten Gelatinesorte kann sich diese Hemmung darin äußern, daß das betreffende Geschlecht ganz oder fast ganz ausbleibt, oder daß die Sporidien nur in Wachstum und Vermehrung verlangsamt werden, so daß in solchen Kulturen das gehemmte Geschlecht in ebenso zahlreichen, aber kleineren Kolonien auftritt als das nichtgehemmte. Die hemmende Wirkung geht aus von Eiweißabbauprodukten der Albumosen- und Peptonstufe: genuines Eiweiß und Aminosäuren haben keinen Einfluß, wohl aber läßt sie sich auch durch  $\text{Na}_2\text{HPO}_4$  hervorrufen.

Auch auf Agar wird das Zählverhältnis der beiden Geschlechter nicht gleich 1:1, vielmehr wird es hier — in geringerem Maße — zugunsten des in Gelatine gehemmten Geschlechtes verschoben. All diese sekundären Geschlechtsmerkmale verringern sich bei langandauernder Kultur.

F. Rawitscher.



**Janse, J. M.,** La polarité des cellules cambiennes.Ann. jard. bot. Buitenzorg. 1921. **31**, 167—181. 1 Pl.

Die Untersuchungen des Verf.s sind durch Beobachtungen angeregt worden, welche la Rivière (Ann. jard. bot. Buitenzorg, 1921, **31**, 141) an *Vitis lanceolaria* gesammelt hat, und die sich auf den Verlauf abnormer Kambiumstreifen in Leitbündel und Markstrahlgewebe der Sprosse beziehen.

Des Verf.s Ergebnisse werfen auf Fragen zweierlei Art Licht: wie er dartut, wirken die Zellen und Gewebe eines Pflanzenorgans richtend auf ein in Entwicklung begriffenes Kambium. Verf. nimmt an, daß es chemische Reize sind, welche hierbei entscheidend wirken, und erinnert, um seine Hypothese zu stützen, an die vor den Befruchtungsvorgängen wirksamen Chemotropismen, sowie an Haberlandts Beiträge »zur Physiologie der Zellteilung«. Weiterhin bringt Verf. neue Beiträge zur Polarität der Zellen, vornehmlich der Kambiumzellen. Nicht immer mit Vöchting übereinstimmend, spricht Verf. von bipolaren und unipolaren: unipolar (im longitudinalen Sinne) nennt er z. B. die Zellen der *Caulerpa* oder die Kambiumzellen, da nur ein »Pol« wirklich aktiv ist, während das ihm gegenüberliegende Stück der Zelle untätig ist — à tel degré passif, qu'il y aurait des raisons pour ne plus l'appeler pôle du tout. Dieselben Kambiumzellen sind bipolar im radialen Sinn. Bei der Neubildung von Kambien und bei der Angliederung der neugebildeten an bereits vorhandene Kambien spielt die Polarität der Kambien eine entscheidende Rolle. In hohem Maße bemerkenswert sind die vom Verf. beschriebenen Fälle, in welchen Kambien eine Drehung um  $180^0$  (»rotation«) ausführen, derart, daß ihre Xylem- und Phloëmfronten ihre Orientierung wechseln. Ohne Abbildungen wird es kaum möglich sein, die Details dieses Vorganges in Kürze verständlich zu machen.

Pfropf- und Regenerationsversuche an *Helianthus* führte Verf. aus, um experimentell Bildungen zu erzeugen, bei deren Untersuchung an *Vitis* er vom Zufall abhängig bleiben mußte. Küster.

**Pack, D. A.,** After-Ripening and Germination of *Juniperus* Seeds.Bot. Gazette. 1921. **71**, 32—60.

Die vorliegende Arbeit bildet ein weiteres Glied der wertvollen, aus dem Laboratorium Crockers hervorgegangenen Reihe von Untersuchungen, welche uns nähere Kenntnis der physiologischen Verhältnisse der Nachreife verschiedener Samen vermitteln. Verf. studiert die Nachreifevorgänge von *Juniperus*-Samen.



Es wird zunächst der frische Samen in seinen anatomischen Verhältnissen (Bau der Samenschale), wie nach seinem Reservestoffgehalt (Protein, Fett und eine Spur von Glukose, keine Stärke; Histidin, Tyrosin, Arginin, etwas Leucin und wahrscheinlich Cystin) studiert. Sodann wird die Permeabilität der Hüllen untersucht; sie werden als semipermeabel festgestellt und lassen bemerkenswerterweise speziell Silber- und Quecksilbersalze, welche nach unserer Kenntnis sonst häufig nur sehr schwer in den Samen eindringen, leicht passieren; Säuren dagegen dringen schwer ein; speziell von Interesse ist die schwere Durchgängigkeit der Samenschale für Formalin, da es zu Sterilisationszwecken der zu den Untersuchungen verwendeten Samen benützt wird.

Die Samen von *Juniperus* bedürfen einer langen, ca. 100 Tage dauernden Nachreife, die durch sonst geläufige Mittel, wie hohe oder wechselnde Temperatur, Verwundung, Frost, Warmbad, trockene Luft, Beseitigung der Samenschale, Behandlung mit Äther, Sauerstoff, Licht, Erde, schwache Säuren, Nitrate usw. nicht verkürzt werden kann; nur durch Austrocknung der Samen und Auslage bei  $+5^{\circ}\text{C}$  kann die Nachreifedauer um ca. 10 Tage vermindert werden.

Während der Nachreife gehen die folgenden Veränderungen im Samen vor sich:

- »1. rather rapid and complete imbibition, followed by a steady slow decrease in water content during after-ripening or until near germination;
2. increased  $\text{H}^{+}$  ion concentration, especially of the embryo;
3. an increment of titratable acid;
4. a steady and enormous increase in the degree of dispersion of the stored fat;
5. decrease in the amount of stored fat and protein, with an increase of sugar content and the first appearance of starch;
6. the translocation of food in the form of fat or fatty acids from endosperm to embryo;
7. a seven-fold increase in the amino acid content and a complete disappearance of histidine from the endosperm;
8. an increase of soluble proteins, with a marked hydrolysis of the stored proteins;
9. slight growth of embryo;
10. very slight increase of the respiration intensity;
11. increased respiratory quotient;
12. decreased intramolecular respiration;
13. a doubling of the catalase activity;
14. the rise in vigor of seeds as shown by their resistance to fungal attack.«

Bemerkenswert ist, daß erhöhte Atmungsintensität wie gesteigerte Katalaseaktivität mit der Keimung nicht in direkter Beziehung stehen.

Von Einzelheiten sei noch erwähnt, daß die Bildung von Chlorophyll, Xanthophyll und Anthocyan in ihrer Beziehung zu Licht und Temperatur studiert wurde.

E. Lehmann.

### **Gardner, W. A.,** Effect of Light on Germination of Light-Sensitive seeds.

Bot. Gazette. 1921. **71**, 249—288.

Auf breiter Grundlage wird vom Verf. der Einfluß des Lichtes auf die Keimung einer Reihe lichtgeförderter Samen: *Nicotiana Tabacum*, *Verbascum Thapsus*, *Daucus Carota*, *Rumex crispus* und *Oenothera biennis* untersucht. Von den zahlreichen, bemerkenswerten Ergebnissen dieser Arbeit können wir hier nur die wichtigsten kurz betrachten. Unter diesen scheint mir wieder vor allem der folgende Befund besonders hervorzuheben.

Im Anschluß an die Untersuchungen des Ref. und Ottenwälders hat Verf. seine Versuchssamen mit Säuren und verschiedenen anderen Chemikalien behandelt und festgestellt, daß alle Elektrolyte, ganz gleichgültig, um welche Ionen es sich im einzelnen handelt, die Keimung der Samen von *Nicotiana*, *Verbascum* und *Oenothera* im Dunkeln fördern, wobei sich allerdings einzelne Samenproben weniger oder auch gar nicht empfindlich erwiesen. Diese so licht- und säureempfindlich befundenen Samen wurden nun vom Verf. nach Auslage auf Wasser im Licht und Dunkeln auf ihren Säuregehalt mikrochemisch und makrochemisch untersucht. Dabei zeigte es sich, daß die im Licht ausgelegten Samen einen größeren Säuregehalt hatten, als die im Dunkeln ausgelegten. Es war daraus zu schließen, daß das Licht in irgendwelcher Weise säurebildend in den Protoplasmamechanismus eingreift. Verf. denkt sich dann die gebildete Säure in irgendeinem Zusammenhang mit der Lipasewirkung auf den Fettabbau stehend, während er die Wirksamkeit proteolytischer Enzyme in Licht und Dunkelheit gleich gut vonstatten gehend findet. Wie dieser Zusammenhang mit der Lipasewirkung zu denken ist, wird erörtert, aber nicht entschieden. Offenbar ersetzt dann die im Dunkeln gebotene Säure die durch Lichtwirkung erzielte Ansäuerung.

Die Feststellung des Verf.s ist in doppelter Hinsicht von Wichtigkeit. Einmal bestätigt sie, was nach den kürzlich hier besprochenen Untersuchungen von Wientjes erwünscht war, die positiven Befunde des Ref. und Ottenwälders über die Säurewirkung auf lichtempfindliche Samen; zum andern aber weist sie wiederum nachdrücklich darauf hin,

daß die keimfördernde Lichtwirkung auch bei diesen Samen im Sameninneren, nicht in der Schale zu suchen ist.

Das letztere wird indessen noch auf anderem Wege erwiesen. Verf. hat die Samenschale seiner Versuchssamen durch Reiten auf Sandpapier oder Rotieren in Zylindern mit Quarzsand verletzt, er hat sie durch Behandlung mit konzentrierter Schwefelsäure durchgängiger gemacht, hat die Samen mit warmem Wasser behandelt, hat Wasser injiziert und erhöhten Sauerstoffgehalt der umgebenden Luft geboten und die so behandelten Samen im Dunkeln zur Keimung ausgelegt. Bei *Verbascum Thapsus* und *Nicotiana* führte die auf diese Weise erzielte Ausscheidung des Samenschaleneinflusses nie zu irgendwelchem Erfolg; Dunkelkeimer traten so nicht in erhöhtem Maße auf. *Daucus Carota* zeigte sich im Dunkeln etwas empfänglich für erhöhten Sauerstoffgehalt der Umgebung, *Oenothera biennis* aber soll im Gegensatz zu de Vries und Davis durch Injektion im Dunkeln nicht zu besserer Keimung anzuregen sein; die Erfolge der beiden Verff. führt Gardner auf nicht in Rechnung gestellte Lichtwirkung zurück. Nur bei *Rumex crispus* spielt die Samenschale sicher eine die Keimung im Dunkeln erheblich hemmende Wirkung, da alle die erwähnten Mittel, die das Ziel hatten, die Samenschale in ihrer Wirkung auszuschalten oder einzuschränken, keimfördernd im Dunkeln wirkten.

Von Einzelheiten der Arbeit möge das Folgende erwähnt sein. Zunächst dürfte Verf. wohl einem sprachlichen Mißverständnis verfallen sein, wenn er angibt, Ottenwälder und ich meinten, daß ein reziprokes Verhältnis von Licht- und Temperaturwirkung auf die Keimung lichtgeförderter Samen festzustellen sei. Weder unsere Tabellen noch unsere Berichte lassen etwas Derartiges erkennen. Wir finden durchaus wie Verf., daß in niederen Temperaturen Keimungen im Dunkeln noch ausbleiben, wenn Lichtkeimungen schon einsetzen und daß erst bei höheren Temperaturen die Dunkelkeimungen beginnen, die Lichtkeimungen aber keineswegs geringer, sondern ebenfalls intensiver vor sich gehen.

Wenn Verf. weiter im Gegensatz zu Ottenwälder bei *Verbascum* keinen Nachreifeeinfluß auf die Lichtkeimung feststellt, so befindet er sich dabei zwar in Übereinstimmung mit meinen eigenen Ergebnissen an *Verbascum thapsiforme* (Ber. 1911, S. 581); das Samenmaterial von Ottenwälder ließ aber, wie ich mich selbst überzeugen konnte, erhebliche Nachreifeerscheinungen erkennen; jedenfalls handelt es sich hier um verschiedenes Verhalten verschiedenen Saatgutes, über dessen Wesen wir noch nähere Klarheit erhalten müssen.

Weiter sei erwähnt, daß Verf. in Übereinstimmung mit früheren Untersuchungen und meinen eigenen Erfahrungen (vgl. Ref. über



Honing, diese Zeitschr., 1918, 10, 363) bei verschiedenen *Nicotiana*-Arten und Sorten verschieden große Lichtempfindlichkeit der Samen feststellen konnte.

Endlich bleibt mitzuteilen, daß von bisher in ihrer Lichtempfindlichkeit noch unbekannten Samen außer *Rumex crispus* noch *Phoradendron flavescens* als lichtgefördert, *Datura Stramonium* als lichtgehemmt erwähnt werden. Auf die Keimungsverhältnisse der beiden letztgenannten Samenarten will Verf. später in eigenen Abhandlungen zurückkommen.

E. Lehmann.

### **Lundegårdh, H.,** Zur Theorie der phototropischen Perzeption.

Ber. d. d. bot. Ges. 1921. 39, 223—229. 2 Textfig.

Verf. hat mit einem feinen Bündel paralleler Strahlen die Koleoptile von *Avena* beleuchtet. In der ersten Versuchsserie berührte ein horizontales Lichtbündel nahezu tangential die Spitze, in der zweiten Serie wurde durch ein vertikales Bündel nur die eine Längshälfte der Koleoptile belichtet. Im ersten Fall erfolgte die Krümmung des Keimlings in der Richtung, die die Strahlen nach Brechung im Inneren der Pflanze angenommen haben mußten, im zweiten traten überhaupt keine eindeutigen phototropischen Krümmungen ein. Die geschilderten Reaktionen sind um so deutlicher, je kürzer die Beleuchtung ist. Bei längerer Beleuchtung erfolgte im ersten Fall die Krümmung in immer größerem Winkel zu den Strahlen. Das soll damit zusammenhängen, daß auf die Dauer auch die Wirkung der im Innern der Pflanze zerstreuten Strahlen zur Geltung kommt. Verf. tritt also von neuem dafür ein, daß die Strahlenrichtung zur Perzeption führe und nicht der Lichtabfall. Andere Ergebnisse, insbesondere die von Nienburg und Buder, führt er einerseits auf zu lange Einwirkung des Lichtes zurück, andererseits sucht er ihre Beweiskraft in anderer Weise zu erschüttern. Ohne Nachuntersuchung läßt sich zur Zeit kein sicheres Urteil über die Frage abgeben. Ref. möchte aber doch glauben, daß sich Verf. die Widerlegung des Lichtsondenversuches von Buder doch zu leicht gemacht hat.

Jost.

### **Oehlkers, Fr.,** Die postfloralen Krümmungen des Blütenstieles von *Tropaeolum majus* und das Problem der Umstimmung.

Jahrb. f. wiss. Bot. 1922. 61, 65—125. 9 Textfig.

Der Blütenstiel von *Tropaeolum majus* hört in dem Moment, wo die Griffeläste spreizen, das Gynaeceum also empfängnisfähig wird, auf, in die Länge zu wachsen. Nach erfolgter Bestäubung aber beginnt



erneutes Längenwachstum, das zwei Maxima aufweist. In diesen Zonen erfolgt dann je eine dorsal konvexe Einkrümmung: die erste rund 12 Stunden nach der Bestäubung nahe der Blüte, die zweite rund 12 Stunden später in etwas größerer Entfernung von ihr. Diese Krümmungen sind Reizbewegungen auf Schwerkraft und Licht. Während der Blütenstiel in seiner Jugend positiv phototropisch und negativ geotropisch war, hat er jetzt eine Umstimmung seiner Reizbarkeit erfahren.

Im Dunkeln erfolgt nur die zweite Einkrümmung, sie ist also zunächst einmal geotropischer Natur, aber es kombiniert sich mit dem Tropismus auch eine Epinastie. Diese Epinastie ist möglicherweise die Nachwirkung eines lange zuvor induzierten Geotropismus mit sehr großer Reaktionszeit; es kann sich aber auch um eine echte »Geopinastie« handeln.

Die Versuche mit einseitigem Lichteinfall zeigen, daß nach der Bestäubung Lichtmengen, die zuvor eine positive Krümmung bewirkten, jetzt zu negativen führen. Es liegt eine ausgesprochene phototropische Dorsiventralität vor, die stets zu einem Überwiegen der dorsalkonvexen Krümmung führt. Quantitative Versuche zeigen, daß die Empfindlichkeit der Dorsalseite stets größer ist, als die der Ventralseite. Das Reizmengengesetz gilt nicht, vielmehr ist auch die Reizdauer von Einfluß, was durch eine tonische Wirkung des Lichtes erklärt wird.

Leider bietet das interessante Objekt, dem Verf. zweifellos weitgehende Resultate abgewonnen hat, sehr große Schwierigkeiten. Nicht nur die allgemeinen, die man von dorsiventralen Organen kennt. In Topfkultur ist die Pflanze wenig reaktionsfähig, und deshalb mußten alle Versuche, deren Resultate kurz angedeutet wurden, mit abgeschnittenen Blütenstielen von Freilandpflanzen angestellt werden, was immerhin mißlich ist, wenn auch offenbar eine tiefgreifende Änderung der Reaktionsfähigkeit durch diesen Eingriff nicht erfolgt. Verf. konnte aber die sehr wichtige Feststellung machen, daß ein frühzeitiges Abschneiden vor der Öffnung der Blüte ebenfalls zu einer Umstimmung führt, die eine große Ähnlichkeit mit der postfloralen Umstimmung hat. Auf die Differenzen zwischen beiden kann hier nicht eingegangen werden. Die präflorale Umstimmung hängt nun aber maßgebend ab von der Länge des Sprosses, der zusammen mit der Blüte abgeschnitten wird. Bleibt der Blüte mehr als die Hälfte des nach unten anschließenden Internodiums, so fällt die Umstimmung aus, ist weniger vorhanden, so tritt sie ein. Das erinnert an manche korrelativen Beziehungen, die man bei anderen Reizerscheinungen kennt, es erinnert auch an einige Erfahrungen, die Jacques Loeb für Bryo-

phyllum (Zeitschr. f. Bot., 1920, **12**, 469) mitgeteilt hat, und es macht wahrscheinlich, daß stoffliche Verhältnisse die Umstimmung veranlassen. So wird man schwerlich fehl gehen, wenn man auch für die postflorale Umstimmung stoffliche Ursachen sucht.

Die Arbeit eröffnet einen weiten Blick auf Fragen von hohem Interesse, die sich hier anschließen. Jost.

### **Boresch, K., Die komplementäre chromatische Adaptation.**

Arch. f. Protistenkunde. 1921. **44**, 1—70.

Durch ausgedehnte Versuche an verschiedenen Cyanophyceen in durch einfarbige Glasfilter gegangenem oder spektral zerlegtem Licht wird vom Verf. die chromatische Adaptation sichergestellt. Die meisten Versuche wurden an *Phormidium laminosum* var. *olivaceo-fusca* ausgeführt. Die in diffusem Tageslicht olivbraunen Rasen der Alge wurden in rotem Licht grün, in grünem Licht violett. Die Grenze der verschiedenen Farben lag bei Kultur im Spektrum scharf bei  $\lambda$  595, die grüne Färbung reichte von hier bis fast an das Ende des roten Spektralbezirks, während die Violett färbung von  $\lambda$  595 bis  $\lambda$  565 stark und bis  $\lambda$  500 weniger intensiv, aber noch deutlich war. Blaues Licht war wenigstens bei der vom Verf. angewandten Intensität (im Spektrum einer Nernstlampe annähernd gleich der im roten Teil) unwirksam. Die auf farbigen Tafeln gut reproduzierten Versuchsergebnisse bestätigen also die Angaben Gaidukovs; allerdings nicht vollständig, denn die Annahme einer zur Farbe des einfallenden Lichtes komplementären Färbung geht nicht so weit, daß jeder Wellenlänge eine bestimmte Algenfärbung entspräche, wie Gaidukov es annimmt. Durch Kultur in verschieden stark abgeschwächtem Tageslicht wird gezeigt, daß die verschiedenen Färbungen nicht etwa einfach Folgen geringer Lichtintensitäten seien, sie konnten auch jederzeit durch Übertragung in andersfarbiges Licht ins Gegenteil verwandelt werden.

In den verschieden gefärbten Rasen war eine Veränderung des Gehaltes an Chlorophyll und Carotin nicht feststellbar, wohl aber traten Unterschiede in der Zusammensetzung der wasserlöslichen Pigmente auf. In einer früheren Arbeit konnte Verf. mitteilen, daß in den Cyanophyceen von wasserlöslichen Phykochromoproteiden das blaue Phykocyan und eine von ihm als Schizophyceenphykoerythrin bezeichnete Modifikation des roten Rhodophyceenphykoerythrins (mit einem statt drei Absorptionsbändern) vorkommt. Beide Farbstoffe kommen bei vielen Cyanophyceen, die im weißen Licht kultiviert wurden, gemeinsam vor, in den grüngefärbten (im roten Licht kultivierten) Algen steigt der Phykocyangehalt ganz bedeutend an, so daß er die ungefähr gleich-

gebliebene Phykoerythrinmenge des mit vollem Tageslicht beleuchteten Rasens fast um das Doppelte übertrifft; im grünen Licht, in dem die Kulturen  $\pm$  violett erscheinen, erfährt dagegen das Phykoerythrin eine deutliche Zunahme.

Es hat sich nun ein Parallelismus ergeben zwischen der Absorption des Lichtes durch die Farbstoffe einerseits und ihrer Bildung im spektralzerlegten Lichte andererseits: die Orte maximaler Farbstoffbildung fallen zusammen mit den Absorptionsmaxima der beiden Farbstoffe, so daß die Mengenverhältnisse der sich bildenden Farbstoffe gewissermaßen ein sichtbares Abbild ihrer Absorptionskurven darstellen. Mit dieser Feststellung wird der von F. Schmidt zuerst für das Chlorophyll erkannte Parallelismus zwischen Farbstoffbildung und Lichtabsorption auch auf die beiden Begleitpigmente des Chlorophylls ausgedehnt. Der entstehende Farbstoff selbst beschleunigt wie ein Sensibilisator durch sein Lichtabsorptionsvermögen die zu seiner Bildung führenden Prozesse, eine Erscheinung, die Verf. als »Autosensibilisation« bezeichnen möchte.

Von im ganzen 24 vom Verf. oder anderen Autoren untersuchten Cyanophyceen-Spezies zeigten 7 die Fähigkeit zur Adaptation, nämlich 5 Oscillatoriaceen und 2 Nostocaceen (Microchaete). In großen Zügen waren die Erscheinungen bei allen Arten gleichartig, besonders die Phykocyanzunahme im roten Licht war immer stark, während der Phykoerythringehalt sich im kurzwelligen Licht nicht immer vermehrte. Es scheinen also für die einzelnen Arten noch spezifische Unterschiede möglich zu sein, worüber noch feinere Untersuchungen aufklären müssen.

Durch graphische Darstellungen von Absorptionskurven zeigt Verf., daß die Lichtabsorption des Chlorophylls in sehr vorteilhafter Weise durch die beiden Begleitpigmente ergänzt wird, so daß die mit ihnen versehenen Cyanophyceen auf eine besonders ökonomische Ausnutzung des gesamten sichtbaren Lichtes eingestellt sind. Wenn eine solche Alge nun auch noch befähigt ist, das Mengenverhältnis ihrer Phyko-chromoproteide nach der Farbe des einfallenden Lichtes abzuändern, dann stellt die chromatische Adaptation den höchsten Grad der Anpassung dar.

Verf. dehnt seine biologischen Betrachtungen auch auf die Rotalgen aus, bei denen er auch experimentell an Batrachospermum Umfärbungen zu erzielen versucht hat, die allerdings ohne Erfolg blieben. Besonders zu begrüßen ist, daß Verf. sich dabei durchaus nicht einseitig für die Engelmanssche Theorie, die ja ihren Ausgang letzten Endes von der chromatischen Adaptation der Cyanophyceen genommen hat, ein-



setzt, sondern daß er in objektiver Weise auch den Oltmannsschen Standpunkt würdigt.

Die vom Verf. angenommene Idealausstattung gefärbter Algen hat aber, wie er selbst zugibt, nur dann Wert, wenn tatsächlich die Begleitpigmente an der Assimilation beteiligt sind. Auf Grund von Literaturdiskussion und theoretischen Erwägungen kommt Verf. nun allerdings zu dem Schluß, daß nicht wenige Punkte zugunsten der Annahme sprechen, daß die Phykochromoproteide beim assimilatorischen Prozeß tatsächlich wirksam seien, wenn auch nicht gerade chemisch, so doch wenigstens als Sensibilisatoren. Wirklich bewiesen ist dieser Standpunkt aber einstweilen nicht — die Beobachtungen, die Ref. an adaptierenden Cyanophyceen gemacht hat, scheinen ihm auch zum mindesten nicht sehr für diese Annahme zu sprechen. Die Notwendigkeit einer exakten Nachuntersuchung der Richterschen Ergebnisse über die Assimilation gefärbter Algen wird daher durch die vorliegenden Untersuchungen an Cyanophyceen wieder deutlich vor Augen geführt. R. Harder.

### **Boresch, Karl, Die wasserlöslichen Farbstoffe der Schizophyceen.**

Biochem. Zeitschr. 1921. **119**, 167—214.

Kützing (1853) und Askenasy (1867) erkannten schon, daß in den Spaltalgen neben Phykozyan auch Phykoerythrin vorkommen kann und sich die Farbenmannigfaltigkeit dieser Organismen aus der quantitativ verschiedenen Beteiligung der beiden Farbstoffe erklärt. Im Lauf der Jahre wurde diese Ansicht zumeist in dem Sinne entstellt, daß die von der Phykozyanfarbe abweichenden Farbtöne zahlreicher Spaltalgen auf das Vorhandensein einer Phykozyanmodifikation zurückgeführt wurde.

Der Verf. kommt nun auf Grund zahlreicher spektrophotometrischer Messungen auf die Ansicht Kützings und Askenasys zurück und erbringt den Nachweis, daß viele Spaltalgen neben dem meistens vorhandenen, von Kylin als blaugrüne Modifikation bezeichneten Phykozyan ein Phykoerythrin enthalten, das einige spektroskopische Abweichungen vom Florideenrot zeigt und daher als »Schizophyzeenerythrin« bezeichnet wird. In einigen Spaltalgen tritt dieses Rot nahezu oder vielleicht ganz ausschließlich auf.

Untersucht wurden teils rein gezüchtete Kolonien, die nur noch, für die Untersuchung belanglose, Bakterien enthielten, teils im Freien entnommenes Material, soweit die mikroskopische Kontrolle Artreinheit ergab, im ganzen 22 Arten. Die bei 40°—50° getrockneten Algen



wurden zerrieben und mit Wasser extrahiert, worauf das Absorptionsvermögen der Lösung im König-Martensschen Spektralphotometer untersucht wurde. Auch mittels Kapillarisation konnte in vielen Fällen eine Trennung der beiden Farbstoffe erzielt werden.

Aus den Untersuchungsergebnissen ergab sich eine Einteilung der Spaltalgen in drei Gruppen:

1. nur Phykozyan enthaltende Spaltalgen; z. B. *Oscillatoria tenuis* Ag., *Phormidium Corium* Gom. Die Absorptionskurven waren eingipflig mit einem im Rot zwischen C und D liegenden Maximum, dessen genauere Lage ( $\lambda = 615, 625$  usw.) bei den einzelnen Arten keine beträchtlichen Verschiedenheiten aufwies.

2. Phykozyan und Phykoerythrin enthaltende Spaltalgen; z. B. *Oscillatoria Okeni* Ag., *Phormidium subfuscum* Kg. Die Absorptionskurven waren zweigipflig mit einem Phykozyanmaximum bei  $\lambda = 615$  bzw.  $625$  und einem Phykoerythrinmaximum, das meist bei  $\lambda = 559$  lag. Die Lage des Minimums zwischen den beiden Maxima lag zwischen  $\lambda = 581$  und  $594$ . Dagegen wiesen die auf die Ordinate als Extinktionsmaß bezogenen Lageverhältnisse der beiden Maxima Verschiedenheiten auf, die sich durch das unterschiedliche Mengenverhältnis der beiden Farbstoffe in den einzelnen Algen erklären und bei Vergleichung nicht nur verschiedener Arten sondern auch der Individuen einer und derselben Art beobachtet wurden.

3. Spaltalgen, die vornehmlich Phykoerythrin, dagegen wenig oder kein Phykozyan enthalten; z. B. eine *Nostoc-spec.*, und *Phormidium luridum* (Kg) Gom. var. *fusca*. Neben Kurven, die noch eine Andeutung des Phykozyanmaximums enthielten, ergaben sich solche, in denen nur noch eine innerhalb der Fehlergrenze liegende Unstetigkeit in dem nach dem Phykoerythrinmaximum aufsteigenden Ast erkennbar war.

Daß die Verhältniszahlen der maximalen Extinktionskoeffizienten, wie sie für die beiden Farbstoffe in wäßriger Lösung berechnet werden können, für die Farbtonung der intakten Spaltalgen maßgebend sind, ergibt sich deutlich, wenn die einzelnen Arten nach steigendem relativen Phykoerythringehalt angeordnet werden. Es kommt hierbei im großen und ganzen eine Stufenleiter zustande, die von dem intensiven Blau phykoerythrinfreier Arten über violette Tönungen der beide Farbstoffe führenden Arten zu dem Rosenrot der fast ausschließlich Phykoerythrin enthaltenden Spaltalgen führt.

Die Tatsache, daß innerhalb einer Art, ja sogar in einem einzigen Algenfaden Farbtonverschiedenheiten auftreten können, hofft der Verf. späterhin zu erklären und vermutet, daß hierbei das Alter der Zellen

eine Rolle spielt. Im übrigen glaubt der Verf. jedoch, daß der leicht zu erbringende Nachweis etwa vorhandenen Phykoerythrins für systematische Bestimmungszwecke verwandt werden kann. Kurt Noack.

### **Grafe, V., Chemie der Pflanzenzelle.**

Berlin. 1922. V + 420 S. 32 Textabb.

Vorliegendes Werk zeigt, wie schwierig es im heutigen Stadium der pflanzlichen Biochemie ist, eine abgerundete Übersicht des gesamten Gebietes zu geben; die Darstellung ist immer noch zu stark von Einzelbefunden abhängig, als daß eine synthetische Behandlung des Stoffes möglich wäre. Immerhin hätte sich der Verf. einer strafferen Disposition befleißigen können, um so mehr, als das Werk nach einer Angabe im Vorwort nicht nur für Dozenten, sondern auch für Studierende berechnet ist. Die Einteilung des Stoffs in der Reihenfolge des Originals ist folgende: Die chemisch-physikalischen Gesetze des Zellgeschehens; Licht und Wärme als Energiefaktoren; die Zellwand; das Protoplasma; dynamische Chemie. Diese Art der Gruppierung hat notwendigerweise eine Zerreißung zusammengehöriger Gebiete zur Folge, was sich besonders bei der Behandlung der Photosynthese bemerkbar macht. Auch die Behandlung im einzelnen läßt allzu häufig den roten Faden der Darstellung vermissen und zeigt viele Ungleichheiten in der Voraussetzung der Bekanntschaft des Lesers mit den chemisch-physikalischen Grundtatsachen.

Zu begrüßen ist, daß der Verfasser die Literatur reichlich heranzieht und vor allem auf zahlreiche, dem Botaniker ferner liegende Arbeiten Bezug nimmt. Ebenso ist der Versuch, die Reizvorgänge vom biochemischen Gesichtspunkt aus zu betrachten, durchaus angebracht, wenn auch hierbei dem Anfänger etwas viel Theorie zugemutet wird.

Alles in allem möchte der Ref. das Werk als ein nützliches Lesebuch für die Kreise bezeichnen, die sich schon eine Grundlage auf dem Gebiet der Biochemie erworben haben.

Kurt Noack.

---

## Neue Literatur.

## Zelle.

- Bolaffio, C., Abbozzo di una Nuova Teoria della Struttura della Cellula. Tipografia Sociale. Triest. 1922.
- Hannig, E., Untersuchungen über die Harzbildung in Koniferennadeln. (Zeitschr. f. Bot. 1922. 14, 385—433. 3 Textabb., 2 Taf.)
- Meyer, A., Die »Hülle« der Chromatophoren. (Ber. d. d. bot. Ges. 1922. 40, 161—167. 1 Textabb.)

## Gewebe.

- Flamm, E., Zur Lebensdauer und Anatomie einiger Rhizome. (Sitzgsber. Ak. Wiss. Wien. Math.-nat. Kl. Abt. I. 1922. 131, 8—22.)
- Haberlandt, G., Zur Geschichte der physiologischen Pflanzenanatomie. (Ber. d. d. bot. Ges. 1922. 44, 156—160.)

## Physiologie.

- Butkewitsch, W., Über die Bildung der Oxalsäure und des Ammoniaks in den Kulturen von *Aspergillus niger* auf Pepton. (Biochem. Zeitschr. 1922. 129, 445—454.)
- , Die Ausnutzung des Peptons als Kohlenstoffquelle durch die *Citromyces*-Arten. (Ebenda. 455—462.)
- , Über die Bildung und Anhäufung der Oxalsäure in den *Citromyces*-Kulturen aus den Salzen der organischen Säuren. (Ebenda. 464—476.)
- Königsberger, V. J., Tropismus und Wachstum. Utrecht. 1922.
- Müller, K. O., s. unter Pilze.
- Purdy, H. A., Studies on the path of transmission of phototropic and geotropic stimuli in the coleoptile of *Avena*. (Kgl. Danske Vidensk. Selskab. Biol. Meddelelser. 1921. 3, 8. 29 S.)
- Renner, O., Die Wachstumsreaktionen bei Licht- und Schwerkraftreizung. (Zeitschr. f. Bot. 1922. 14, 449—476.)
- Ruhland, W., s. unter Bakterien.

## Ökologie.

- Eriksson, J., s. unter Pilze.
- Flamm, E., s. unter Gewebe.
- Heinricher, E., Über die Blüten und die Bestäubung bei *Viscum cruciatum* Sieb. (Ber. d. d. bot. Ges. 1922. 14, 168—173.)
- Oye, P. van, Oekologie der Microorganismen. Met Bijzonderheden betreffende Java. (Kgl. Vlaamsche Acad. Verslagen en Meddeelingen. 1922.)
- Peyronel, B., Nouveaux cas de rapports mycorhiziques entre Phanérogames et Basidiomycètes. (Bull. soc. mycol. de France. 1921. 37, 143—146.)

## Cyanophyceen.

- Crow, W. B., A critical study of certain unicellular cyanophyceae from the point of view of their evolution. (The new Phytologist. 1922. 21, 83—102.)

## Algen.

- Bachmann, H., Beiträge zur Algenflora des Süßwassers von Westgrönland. (Mitt. d. Naturforsch. Ges. Luzern. 1921. H. 8. 181 S.)
- Breuer, R., Weiterer Beitrag zur Biologie von *Chlamydomyces* auf Agarkulturen. (Arch. f. Protistenk. 1922. 45, 117—128.)

- Chodat, R., Matériaux pour l'histoire des Algues de la Suisse. (Bull. soc. bot. Genève. 2. sér. 1921. 13, 66—114. 20 Textabb.)
- Funk, G., Über einige Ceramiaeen aus dem Golf von Neapel. (Beih. bot. Centralbl. Abt. II. 1922. 39, 223—247.)
- Huber, G. und Nipkow, Fr., Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung von Ceratium hirundinella O. F. M. (Zeitschr. f. Bot. 1922. 14, 337—373. 12 Textabb.)
- Hustedt, Fr., Die Bacillariaceen-Vegetation des Lunzer Seengebietes (Nieder-Österreich). (Int. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 1922. 39—112. 1 Taf.)
- , Bacillariales aus Innerasien, gesammelt von Dr. Sven Hedin. (Aus Sven Hedin, »Southern Tibet. Discoveries in former times compared with my own researches in 1906—1908«. 1922. 6, 107—152. 2 Taf.)
- Oye, P. van, De Euglenaceae van Java. Gent. 1922.
- , s. unter Ökologie.

### Bakterien.

- Buchanan, R. E., Agricultural and industrial bacteriology. New York. 1922.
- Guyer, M. F., Serological reactions as a probable cause of variations. (Americ. Naturalist. 1922. 56, 80—96.)
- Metzner, P., Über den Farbstoff der grünen Bakterien. (Ber. d. d. bot. Ges. 1922. 40, 125—129. 1 Textabb.)
- Mildenberg, H., Über einen blauen Farbstoff bildenden Bacillus aus der Luft und seine Beziehungen zum Bacillus der blauen Milch. (Centralbl. f. Bakt. Abt. II. 1922. 56, 309—325.)
- Ruhland, W., Aktivierung von Wasserstoff und Kohlensäureassimilation durch Bakterien. (Ber. d. d. bot. Ges. 1922. 40, 180—184.)

### Pilze.

- Butkewitsch, W., s. unter Physiologie.
- Eriksson, J., Das Leben des Malvenrostpilzes (*Puccinia Malvacearum* Mont.) in und auf der Nährpflanze. (Kungl. Svenska Vetensk. Handl. 1921. 62, Nr. 5, 190 S. 31 Textabb.)
- Müller, K. O., Untersuchungen zur Entwicklungsphysiologie des Pilzmycels. (Beitr. z. Allg. Bot. 1922. 2, 276—322.)
- Peyronel, B., s. unter Ökologie.
- Saito, K., Untersuchungen über die atmosphärischen Pilzkeime. (Jap. Journ. of Bot. 1922. 1, 1—54. 3 Taf.)
- Satina, S., Studies in the development of certain species of the Sordariaceae. (Bull. Soc. Nat. Moscou. 1916. 30, 106—124.)
- , Entwicklung des Peritheciums von *Nectria Peziza* Tode. (Zeitschr. d. Russ. Bot. Ges. 1917. 2, 30—45. 2 Taf.)
- Stäger, R., Beitrag zur Verbreitungsbiologie der *Claviceps*-Sklerotien. (Centralbl. f. Bakt. Abt. II. 1922. 56, 329—331. 2 Textfig.)
- Weber, U., Beitrag zur Kenntnis der esterbildenden Hefen. (Biochem. Zeitschr. Berlin. 1922. 129, 208—216.)

### Farnpflanzen.

- Baas-Becking, L. G. M., The origin of the vascular structure in the genus *Botrychum* with notes on the general anatomy. (Rec. trav. bot. Néerlandais. 1921. 18, 333—372. Tab. V, VI.)

### Gymnospermen.

- Teuscher, H., Bestimmungstabelle für die in Deutschlands Klima kultivierbaren *Pinus*-Arten. (Mitt. D. Dendrol. Ges. 1921. 31, 68—114. Taf. 1—4.)



## Angiospermen.

- Ginzberger, A., Zur Gliederung des Formenkreises von *Reichardia picroides* (L.) Roth. (Österr. bot. Zeitschr. 1922. 71, 73—83. 3 Textabb.)  
 Hayek, A., Versuch einer natürlichen Gliederung des Formenkreises der *Minuartia verna* (L.) Hiern. (Ebenda. 89—116.)  
 Zimmermann, A., Die Cucurbitaceen. Beitr. zur Anatomie, Physiologie, Morphologie, Biologie, Pathologie u. Systematik. H. 1. G. Fischer, Jena. 1922. 1. Beiträge zur Anatomie u. Physiologie. 95 Abb. im Text. VIII + 205 S.

## Palaeophytologie.

- Round, E., *Annularia* with *Paleostachya* Fruit. (Bot. Gazette. 1922. 73, 328. 2 Fig.)

## Angewandte Botanik.

- Ehrenberg, P., Die Bodenkolloide. Eine Erg. f. d. üblichen Lehrb. d. Bodenkunde, Düngerlehre u. Ackerbaulehre. 3. verm. u. verb. Aufl. Th. Steinkopff, Dresden u. Leipzig. 1922. VIII + 717 S. mit Abb.

## Technik.

- Königsberger, V. J., s. unter Physiologie.  
 Kuhn, Th., und Sternberg, K., Die Agarfixierung von Bakterien. (Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie. 1921. 38, 369—373.)  
 Pinkhof, M., A new method of recording the modifications in aperture of stomata. (Koninkl. Akad. Wetensch. Amsterdam Proceedings. 1922. 23, Nr. 8.)

## Verschiedenes.

- Boresch, K., Das Leben und Wirken Friedrich Czapeks. (Lotos, Prag. 1921. 69, 3—14. 1 Bildn.)  
 Tschirch, A., Erlebtes und Erstrebtes. Lebenserinnerungen. Bonn. 1921. 254 S. 1 Titelbild, 15 Taf., 3 Textfig.

## Ausschreiben

zur Bewerbung um ein Stipendium der Mochizuki-Stiftung bei der Kaiser-Wilhelm-Gesellschaft zur Förderung der Wissenschaften.

Auf Grund des Beschlusses des Verwaltungsausschusses der Mochizuki-Stiftung vom 27. Mai d. J. wird gemäß §§ 2 und 3 der Stiftungsurkunde ein Stipendium für Forschungsarbeit in dem Fache der Biologie im weitesten Sinne in Höhe von mindestens 30000 Mk. jährlich auf zwei Jahre ausgeschrieben.

Die Bewerbung unterliegt folgenden Bedingungen:

1. Der Bewerber muß promoviert haben.
2. Der Bewerber muß den Nachweis erbringen, daß er Neigung und Talent zur Forschung hat. Einreichung eines möglichst vollständigen Berichtes über die bisherige Laufbahn und Tätigkeit evtl. Publikationen, Zeugnisse.
3. Der Bewerber darf keine besoldete Stelle innehaben.
4. Der Bewerber darf nicht bereits im Genuß eines ähnlichen Stipendiums sein.

Gemäß § 9 der Stiftungsurkunde kann die Kaiser-Wilhelm-Gesellschaft verlangen, daß der Stipendiat seine Forschungsarbeiten in einem der Kaiser-Wilhelm-Institute ausführt.

Bewerbungen, die auch Angaben über die Arbeitspläne enthalten sollten, sind bis spätestens 1. Oktober 1922 zu richten an den Präsidenten der Kaiser-Wilhelm-Gesellschaft

Seine Exzellenz Professor D. Dr. von Harnack,  
Berlin C II. Schloß, Portal 2.

---

### Personalmeldungen.

Der a. o. Professor Dr. J. Buder nahm einen Ruf als o. Professor der Botanik nach Greifswald an. — Professor Dr. H. Schröder-Kiel wurde nach Hohenheim als Nachfolger G. Tischlers berufen.



# Neue Veröffentlichungen

## aus dem Verlag von Gustav Fischer in Jena

*Die angegebenen Preise sind die im August 1922 gültigen; für das Ausland erhöhen sie sich durch den vorgeschriebenen Valuta-Zuschlag. Die Preise für gebundene Bücher sind unverbindlich.*

**Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie.** Von Professor Dr. **Jul. Schaxel**, Vorstand der Anstalt für experimentelle Biologie der Univers. Jena. Zweite, neubearbeitete und vermehrte Auflage. VIII. 367 S. gr. 8° 1922  
Mk 150.—, geb. Mk 210.—

Die gegenwärtige Biologie ist keine in sich geschlossene, auf eigene Begriffe begründete Wissenschaft. Sie wird vielmehr von einer Vielheit nach Gegenstand und Auffassung sehr verschiedenartiger Materialsammlungen und Theorien zusammengesetzt.

Was die Biologie im Innersten bewegt, stellt das vorliegende Buch in den Hauptrichtungen dar. In ihre gedankliche und sachliche Bedingtheit wird ein Einblick versucht und den Grundauffassungen nachgegangen. Nach dem Ueberblick über die Lage und der Theorienkritik wird der neue Aufbau versucht.

Der Philosoph wie der Naturforscher wird den Ausführungen seine Aufmerksamkeit schenken müssen; denn vom Standpunkte des Biologen wird bis zur Grenze erkenntnistheoretischer Fragen vorgedrungen und zugleich die Selbstbesinnung eingeleitet, die der tätige Arbeiter zur zielbewußten Leistung braucht.

Den an allgemeiner Biologie und ihren großen über den Rahmen der engeren Wissenschaft hinausreichenden Zusammenhängen Interessierten wie den Fachvertretern (Zoologen, Anatomen, Botaniker, Physiologen, Pathologen, Biochemiker usw.), insbesondere auch die Lehrer dieser Disziplinen, gehen die Grundzüge an, die eine Erneuerung der Biologie einleiten.

Neue Zürcher Zeitung, 7. Februar 1919: ... ein Buch, das auf lange Zeit hinaus zur wichtigsten Literatur der Lebenswissenschaften gehören wird. (Adolf Koelsch)

**Pflanzenphysiologie.** Von Prof. Dr. **R. Kolkwitz**, Dahlem-Steglitz. Versuche und Beobachtungen an höheren und niederen Pflanzen einschließlich Bakteriologie und Hydrobiologie mit Planktonkunde. Zweite, verbesserte und vermehrte Auflage. Mit 153 Abbildungen im Text und 12 zum Teil farbigen Tafeln. VI, 304 S. gr. 8° 1922  
Mk 130.—, geb. Mk 180.—

Dieses Buch ist aus Versuchen und Übungen entstanden, die bezweckten, Studierende in die physiologische Botanik einzuführen. Die durch den Krieg und die Nachkriegszeit geschaffene Lage ließ es dem Verfasser bei der vorliegenden neuen Auflage erwünscht erscheinen, die Versuche so einfach wie möglich zu gestalten, ohne ihre Genauigkeit zu beeinträchtigen. Der Stoff ist in der Weise behandelt, daß das Buch als Kombination einer theoretischen und praktischen Physiologie gelten kann. Es ist in erster Linie für diejenigen bestimmt, welche in dem Buch nicht nur lesen, sondern danach auch arbeiten wollen.

Aus der Natur, 12. Jahrg., Heft 4: ... als ein wahres Meisterstück sind die Abschnitte über Planktonkunde zu bewerten: hier ist der Verfasser auf seinem eigensten Forschungsgebiete und meistert den Stoff mit unübertrefflicher Großzügigkeit. Das Werk kann in Laboratorien aller Art getrost zu den Hilfsbüchern ersten Ranges gezählt werden. Sn.

**Pflanzenforschung.** Von Prof. Dr. **R. Kolkwitz**, Dahlem-Steglitz.

1. Heft: **Phanerogamen** (Blütenpflanzen). Mit 37 Abbild. im Text und 1 farb. Tafel. VI, 64 S. gr. 8° 1922  
Mk 30.—

Inhalt: 1. Notwendige Elemente der Nährsalze. 2. Das Chlorophyll und seine Funktion. 3. Diffusion, Osmose und Turgor. 4. Zucker, Stärke, Zellulose, fettes Oel. 5. Eiweiß. 6. Wasser und Luft. 7. Atmung. 8. Wachstum, Bewegung und Reiz. 9. Fortpflanzung und Vererbung. — Register.

Diese „Pflanzenforschung“ ist als Ergänzung zu der vom Verfasser herausgegebenen, kürzlich in zweiter Auflage erschienenen „Pflanzenphysiologie“ gedacht. In einzelnen Schriften werden neuere, möglichst einfache und lehrreiche Versuche, immer unter Verwendung der besten Beispiele, sowie sonstige Einzeldarstellungen für Lernende und Lehrende behandelt. Es kommen im allgemeinen enger umgrenzte Gruppen zur Bearbeitung. Die Darstellung ist in der Hauptsache keine rein theoretische, sondern hat mehr einen Extrakt der Erfahrung zum Gegenstand. Das Ziel dieser Heftfolge liegt darin, wertvolle und erprobte Versuche, Methoden und Beobachtungen so zu schildern, daß sie allgemein belehrend und anregend wirken.





# Neue Veröffentlichungen

aus dem Verlag von Gustav Fischer in Jena

*Die angegebenen Preise sind die im August 1922 gültigen; für das Ausland erhöhen sie sich durch den vorgeschriebenen Valuta-Zuschlag. Die Preise für gebundene Bücher sind unverbindlich.*

## Zur Lösung des Problems der Blattstellungen. Von Dr. phil.

**Max Hirmer**, Privatdozent f. Botanik. Assistent a. Botan. Laboratorium der Univers. München. Mit 126 Abbild. im Text. 109 S. gr. 8° 1922 Mk 56.—

Der Verfasser dieser Abhandlung sucht das Problem der Blattstellung unter Anwendung einer neuen Methode und Berücksichtigung von Gesichtspunkten, wie sie in der einschlägigen Literatur bisher vermißt werden, einer Lösung näher zu führen. Die Kenntnis dieser Untersuchungen ist in erster Linie für Botaniker, darüber hinaus auch für Biologen wichtig.

## Untersuchungen über Variationsbewegungen von Blättern.

Von Dr. **K. Suessenguth**, Privatdozent f. Botanik a. d. Univers. München. Mit 1 Abbild. im Text. IV, 68 S. gr. 8° 1922 Mk 36.—

Inhalt: 1. Bemerkungen über Bau- und Inhaltsstoffe von Gelenken mit nyktinastischer Bewegung. — 2. A. Versuche über den Einfluß chemischer Agentien in Gasform auf die nyktinastische Bewegung. B. Allgemeines über die physikalische Wirkung der Narkotika. — 3. Versuche über den Einfluß wässriger Lösungen auf die nyktinastische Bewegung. — 4. Physikalische Außenfaktoren und nyktinastische Bewegung. — 5. Physiologische Funktionen und nyktinastische Bewegung. — 6. Vergleich der Nyktinastie mit anderen Variationsbewegungen. — Zusammenfassung.

Die Entfaltung neuerer Richtungen der physikalischen Chemie, insbesondere der Kolloidchemie, gibt die Möglichkeit, dort gewonnene Erfahrungen zur Klärung der Frage der Variationsbewegungen heranzuziehen. Die vorliegende Arbeit untersucht die Ursachen einiger Variationsbewegungen und beschäftigt sich hauptsächlich mit der Einwirkung gasförmiger Agentien und wässriger Lösungen auf die nyktinastischen Bewegungen der Blätter von *Albizia lophantha*. Außerdem erörtert sie den Einfluß gewisser Außenfaktoren und vitaler Prozesse auf die Blattbewegung.

## Vegetationsbilder. Herausgegeben von Prof. Dr. **G. Karsten**, Halle a. S., und Prof. Dr. **H. Schenck**, Darmstadt.

14. Reihe, Heft 2/3: **Handel-Mazetti, Heinrich, Dr., Mittel-China**. 12 Lichtdrucktafeln mit 4 S. Text und 12 Blatt Tafelerklärungen. 4° (23,5×31,5 cm) 1922 Mk 80.—

Mittel-China stellt einen Teil des chinesisch-japanischen Uebergangsgebietes dar, dessen feuchtwarmes Klima mit wenig ausgeprägter Trockenheit seiner Vegetation den Stempel aufdrückt. Ein anschauliches Bild hiervon geben die zwölf wohlgeordneten und vorzüglich reproduzierten Aufnahmen dieses Doppelheftes. Mit ihm wird die Sammlung um weiteres, großartiges Material für pflanzengeographische Studien vermehrt.

14. Reihe, Heft 4: **Nitzschke, Hans, Dr., Wilhelmshaven. Die Halophyten im Marschgebiete der Jade**. 6 Lichtdrucktafeln mit 8 S. Text und 6 Blatt Tafelerklärungen. 4° (23,5×31,5 cm) 1922 Mk 60.—

Die Marsch ist ein durch den Gehalt an Kochsalz charakterisierter Boden, auf dem Pflanzen sich ansiedeln, welche man biologisch unter der Bezeichnung Halophyten zusammenfaßt. Einen vortrefflichen Ueberblick über diese Pflanzen geben die in dem vorliegenden Heft vereinigten, wohlgeordneten Aufnahmen des Verfassers.

## Die Zeichenkunst im Dienst der beschreibenden Naturwissenschaften.

Von **Ferdinand Bruns**, Zeichenlehrer am Realgymnasium in Barmbeck-Hamburg. Mit 6 Abbild. im Text und 44 Tafeln. VIII, 190 S. 4° (30×23 cm) 1922 Mk 90.—, geb. Mk 140.—

Inhalt: Einleitung. — Das Zeichnen der „Primitiven“. — Zeichnen nach ebenen Gebilden: 1. Blattformen. 2. Schmetterlingsflügel. 3. Die Verwendung der Hinweisstriche. 4. Das Kopieren. 5. Das Zeichnen nach ebenen Schnitten. — Zeichenapparate. — Reproduktionstechnik: Die photomechanischen Reproduktionsmethoden (Lichtdruck, Autotypie, Strichätzung). — Zeichnen nach räumlichen Gebilden: 1. Das Projektionszeichnen (Blattspurschnitte, Blütengrundrisse). 2. Blattüberschnitte (Gedrehte und gewundene Achsengebilde). 3. Die Perspektive (Blütenstände). — Die Silhouette. — Schwarz-Weiß-Malerei. — Licht und Schatten. — Spiegelung und Reflex. — Das Zeichnen nach mikroskopischen Präparaten. — Das Wandtafelzeichnen. — Aus der Geschichte des naturwissenschaftlichen Zeichnens. — Namen- und Sachverzeichnis.



# ZEITSCHRIFT FÜR BOTANIK

HERAUSGEGEBEN

VON

HANS KNIEP UND FRIEDRICH OLTMANN

14. JAHRGANG

HEFT 9

MIT 2 TAFELN



JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1922

---

Monatlich erscheint ein Heft

---

Alle für die Zeitschrift bestimmten Sendungen (Manuskripte, Bücher usw.)  
bitten wir zu richten an

Herrn Geh. Hofrat Prof. Dr. **Oltmanns**, **Freiburg i. Br.**, Jacobistr. 23

# Inhalt des neunten Heftes.

I. Originalarbeit.	Seite
E. Schweidler und A. Sperlich, Die Bewegung der Primärblätter bei etioliierten Keimpflanzen von <i>Phaseolus multiflorus</i> . Mit Tafel V und VI. . . . .	577
II. Besprechungen.	
Boas, Fr., Untersuchungen über Säurewirkung und Bildung löslicher Stärke bei Schimmelpilzen. II. Teil . . . . .	614
Buchner, P., Tier und Pflanze in intrazellulärer Symbiose . . . . .	598
Knoll, Fritz, Insekten und Blumen. Experimentelle Arbeiten zur Vertiefung unserer Kenntnisse über die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Tieren . . . . .	617
Ruttner, Fr., Das elektrolytische Leitvermögen verdünnter Lösungen unter dem Einfluß submerser Gewächse. I. . . . .	602
Stoklasa, J., Über die Verbreitung des Aluminiums in der Natur und seine Bedeutung beim Bau und Betriebstoffwechsel der Pflanzen . . . . .	615
Warburg, O., Physikalische Chemie der Zellatmung . . . . .	604
Zwicker, Lynst J. J., L'action des enzymes amylolytiques sur les grains d'amidon naturels, et la structure colloïdale de l'amidon . . . . .	608
III. Neue Literatur . . . . .	620

Originalarbeiten, die den Umfang von drei Druckbogen (48 Seiten) überschreiten, können in der »Zeitschrift für Botanik« in der Regel nur dann aufgenommen werden, wenn die Verfasser für die drei Bogen überschreitende Seitenzahl die Kosten tragen. Jede lithographische Tafel wird als ein Bogen gerechnet.

---

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

---

Soeben erschienen:

## Pflanzenforschung

Von

Prof. Dr. R. Kolkwitz

Dahlem-Steglitz

1. Heft: **Phanerogamen** (Blütenpflanzen). Mit 37 Abbild. im Text und 1 farb. Tafel. VI, 64 S. gr. 8° 1922 Mk 30.—

Inhalt: 1. Notwendige Elemente der Nährsalze. 2. Das Chlorophyll und seine Funktion. 3. Diffusion, Osmose und Turgor. 4. Zucker, Stärke, Zellulose, fettes Oel. 5. Eiweiß, 6. Wasser und Luft. 7. Atmung. 8. Wachstum, Bewegung und Reiz. 9. Fortpflanzung und Vererbung. — Register.

Diese „Pflanzenforschung“ ist als Ergänzung zu der vom Verfasser herausgegebenen, kürzlich in zweiter Auflage erschienenen „Pflanzenphysiologie“ gedacht. In einzelnen Schriften werden neuere, möglichst einfache und lehrreiche Versuche, immer unter Verwendung der besten Beispiele, sowie sonstige Einzeldarstellungen für Lernende und Lehrende behandelt. Es kommen im allgemeinen enger umgrenzte Gruppen zur Bearbeitung. Die Darstellung ist in der Hauptsache keine rein theoretische, sondern hat mehr einen Extrakt der Erfahrung zum Gegenstand. Das Ziel dieser Heftfolge liegt darin, wertvolle und erprobte Versuche, Methoden und Beobachtungen so zu schildern, daß sie allgemein belehrend und anregend wirken.

# Die Bewegung der Primärblätter bei etiolierten Keimpflanzen von *Phaseolus multiflorus*.

Von

E. Schweidler und A. Sperlich.

Mit Tafel V und VI.

(Aus dem botanischen und physikalischen Institute der Universität Innsbruck.)

## Einleitung.

Im Jahre 1916 erschien eine Arbeit von R. Stoppel<sup>1</sup>, betitelt »Die Abhängigkeit der Schlafbewegungen von *Phaseolus multiflorus* von verschiedenen Außenfaktoren«, in der die Verf.n nach sorgfältig ausgeführten Versuchen zu dem Schlusse gelangte, daß die beobachtete tägliche Periodizität in den Blattbewegungen bei etiolierten Pflanzen der genannten Art nicht autonomer Natur, sondern durch einen äußeren Reiz veranlaßt sei, und zwar daß wahrscheinlich die mit ähnlicher Periode verlaufende elektrische Leitfähigkeit der Luft den Reiz darstelle.

Diese Hypothese war sowohl vom pflanzenphysiologischen als auch vom physikalischen Standpunkte aus sehr bemerkenswert; da die Verf.n selbst auf einige ungeklärte Punkte dieser Auffassung hinwies, schien eine die als Ursachen vermuteten physikalischen Begleitumstände möglichst scharf erfassende experimentelle Nachprüfung erwünscht. In entsprechender Arbeitsteilung unternahmen wir daher eine solche Nachprüfung, wobei wir uns hauptsächlich von den folgenden Gedanken leiten ließen.

Vom rein physikalischen Standpunkt aus war es zunächst zweifelhaft, ob in einem abgeschlossenen Versuchsraum überhaupt eine Periode der Leitfähigkeit von ähnlicher Form vor-

<sup>1</sup>) Stoppel, R. Zeitschr. f. Bot. 1916. 8, 609—684.

handen sei, wie sie im Freien regelmäßig beobachtet wurde. Der jeweilige Wert der elektrischen Leitfähigkeit der Luft hängt nämlich ab einerseits von der Stärke der ionenerzeugenden Prozesse, andererseits von Umständen, welche die Wiedervereinigung der erzeugten Ionen zu elektrisch neutralen Aggregaten und die Beweglichkeit der Ionen beeinflussen. Von den ionisierend wirkenden Prozessen war es bereits bekannt, daß sie — soweit sie auf durchdringenden Strahlungen radioaktiven Ursprunges beruhen — in geschlossenen Gefäßen keine merkbare Periodizität besitzen, dagegen — soweit sie auf Änderungen im Gehalte der Luft an den Emanationen von Radium, Thorium und Aktinium beruhen — eine lokal bedingte Veränderlichkeit zeigen, bei der die materielle Beschaffenheit der nächsten Umgebung sowie Temperatur, Sonnenstrahlung und Luftbewegung die Hauptrolle spielen. Über das Verhalten der Umstände, welche die Wiedervereinigung und die Beweglichkeit der Ionen beeinflussen, war für geschlossene Räume eigentlich nichts bekannt und daher keine theoretisch begründete Voraussage zu machen, sondern das experimentelle Ergebnis abzuwarten. Wie später im physikalischen Teile näher ausgeführt wird, ergab sich in der Tat auch im geschlossenen Raume eine tägliche Periode von ähnlicher Form wie im Freien, ein Resultat, das übereinstimmt mit späteren Feststellungen R. Stoppels<sup>1</sup>, die uns aber bei Beginn unserer Arbeit noch nicht vorlagen.

Unter der Voraussetzung, daß ein Zusammenhang zwischen Leitfähigkeit und Blattbewegung im Sinne Stoppels tatsächlich bestehe, war es ferner vom physikalischen Standpunkte aus wichtig, zwei theoretisch mögliche Deutungen dieses Verhaltens in Betracht zu ziehen.

Die eine ist das Auftreten elektrischer Ströme in der Pflanze mit entsprechenden elektrochemischen Wirkungen (vgl. Stoppel, S. 641). Im natürlichen elektrischen Felde der Erde beträgt nun die durchschnittliche Stärke des sogenannten »vertikalen Leitungsstromes« etwa  $2 \cdot 10^{-12}$  Ampere pro Quadratmeter. Da eine Stange von 1 m Höhe auf ebenem Boden etwa die einer Fläche von 0,5 qm entsprechende Zahl von Stromlinien

<sup>1</sup>) Stoppel, R. Göttinger Nachr. 1919. 397—415.



auf sich vereinigt, wäre für eine ähnlich geformte Pflanze im Freien auf einen sie durchfließenden Strom von rund  $10^{-12}$  A und damit auf eine Aufnahme oder Abgabe von  $9 \cdot 10^{-10}$  mg-Äquivalenten innerhalb eines Tages zu schließen. Dieser Betrag ist so klein, daß eine physiologische Wirkung wenig wahrscheinlich ist. Im geschlossenen Raume fällt, wie Stoppel selbst betont, das natürliche elektrische Feld der Erde fort; man müßte daher eine spontan in der Pflanze auftretende Potentialdifferenz gegen den Erdboden annehmen, um den Effekt auch hier zu erklären. Solche Potentialdifferenzen müßten aber mindestens die Größenordnung von 50 Volt besitzen, um der oben berechneten, an sich sehr kleinen Wirkung des natürlichen Erdfeldes eben äquivalent zu sein.

Eine zweite Möglichkeit wäre ein indirekter Zusammenhang zwischen Leitfähigkeit und Blattbewegung, derart, daß ein und derselbe Vorgang einerseits ionisierend auf die Luft, andererseits direkt auf die Pflanze einwirkt, so daß beide Erscheinungen die gleiche zeitliche Veränderlichkeit aufweisen. Naheliegend ist es, hierbei an ionisierend und physiologisch wirksame Strahlungen zu denken.

Dementsprechend wurden die Versuche auf künstlich hergestellte periodisch veränderliche Ionisationswirkungen ausgedehnt.

Eine Reihe von Versuchen, die Stoppel beschreibt und bei denen die Pflanze entweder geerdet oder isoliert gehalten oder innerhalb eines Käfigs aufgestellt war, sind sowohl in ihren Resultaten als in der Definiertheit der Versuchsbedingungen zu wenig scharf bestimmt, als daß wir eine Ausdehnung unserer Experimente auf die damit zusammenhängenden Probleme schon jetzt für erforderlich gehalten hätten.

Vom physiologischen Standpunkt schien eine Nachprüfung der von Stoppel wahrscheinlich gemachten Zusammenhänge überaus wichtig. Fürs erste mit Rücksicht auf die allgemeine Frage der Abhängigkeit rhythmischer Vorgänge im Leben der Pflanze von äußeren Faktoren und damit sich ändernden inneren Konstellationen, somit mit Rücksicht auf die Möglichkeit der Einengung des Autonomiebegriffes Pfeffers, wie sie durch Klebs' bekannte Forschungsergebnisse nahegelegt wird. Fürs zweite, weil Stoppels Resultate eine bisher überhaupt unbe-

kannte Reaktionsweise des pflanzlichen Organismus in den Bereich physiologischer Betrachtung führen und hiermit nach langer Unterbrechung einen Angriffspunkt für die Erforschung elektrischer Phänomene zeigen, die im vitalen Geschehen der Pflanze unbeschadet der Gewißheit ihres Vorhandenseins und ihrer Bedeutung bis zu Stoppels Veröffentlichung experimentell kaum faßbar und noch weniger theoretisch auswertbar erschienen. In der Tat wurde seitdem von Stoppel selbst und anderen dieser Frage neuerdings erhöhte Aufmerksamkeit zuteil.

## A. Physiologischer Teil.

### 1. Zur Methode.

Die Versuche wurden möglichst in Anlehnung an die Versuchsmethodik Stoppels ausgeführt. Durch die gegebenen Arbeitsverhältnisse wurden einige Abweichungen notwendig. Der Mangel an Heizmaterial gestattete eine regelmäßige Beheizung der physiologischen Institutsräume nicht, es mußten daher die Versuche auf die Sommermonate beschränkt bleiben; gearbeitet wurde 1920 vom April bis Ende Juli, 1921 von Anfang Mai bis Ende Juli. Die Temperatur im Versuchszimmer, dem großen, mit elektrischem Ventilator versehenen, vollkommen gasfreien Dunkelraume des botanischen Institutes, stieg 1920 allmählich von  $14^{\circ}$  bei Beginn, auf  $20^{\circ}$  am Ende, 1921 von  $16^{\circ}$  auf  $21^{\circ}$ , wobei die täglichen Schwankungen niemals mehr als  $1\frac{1}{2}^{\circ}$  betrugen. Im Juni machte sich die durch unsere klimatischen Verhältnisse gegebene allgemeine Abkühlung auch im Versuchsraume geltend, wo ein allmählicher Abfall von  $18^{\circ}$  auf  $16^{\circ}$  und gegen Ende des Monats erneute allmähliche Steigerung zu verzeichnen war. Die Luftfeuchtigkeit hielt sich um 75%. Zur Registrierung der Blattbewegungen wurden durch den Mechaniker des physikalischen Instituts zwei einfache Uhrwerksklinostaten (Jos. Nemetz-Wien) entsprechend hergerichtet. An die vertikale Klinostatenachse kam eine möglichst dünne Eisenstange; um diese und um eine auf konischen Lagern sich drehende, durch Spannschrauben in wechselnder Entfernung fixierbare Messingrolle lief der berußte Papierstreifen. Der breite Klinostatenkasten machte eine gleichzeitige Tätigkeit mehrerer Versuchspflanzen an einem Apparate unmöglich, auch

mußte, der kurzen Laufzeit des Uhrwerks entsprechend, alle 24 Stunden aufgezogen werden, was zur Vermeidung von allzulangen Unterbrechungen in der Registrierung möglichst rasch und unbehindert zu geschehen hatte. Es konnten demnach mit den verfügbaren Apparaten stets nur zwei Versuche gleichzeitig ausgeführt werden. Die große Umdrehungsgeschwindigkeit der Klinostatenachse brachte den Papierstreifen trotz des kleinen Durchmessers des darauf gesteckten Eisenstabes in 24 Stunden in seine Ausgangsstellung zurück, so daß die gezeichneten Kurven viel langgezogener ausfallen mußten, als sie uns aus Stoppels und noch mehr aus Pfeffers Darstellungen geläufig sind. Auch die daraus sich ergebende Durchschneidung von Kurven aufeinanderfolgender Tage ließ es geraten sein, von einer gleichzeitigen Registrierung der Blattbewegung auch nur zweier Pflanzen an einem Apparate abzusehen. Den Unbequemlichkeiten der etwas primitiven Apparatur steht als Vorteil die genauere Verfolgbarkeit des stündlichen Wechsels der Bewegung gegenüber, was sich mit Rücksicht auf die in kleinen Zeitintervallen erfolgende Registrierung der Leitfähigkeit der Luft für den Vergleich der beiden Zustandsänderungen als sehr günstig erwies. Die Armlängen des Schreibhebels verhielten sich in allen Versuchen wie 2:1; die Originalkurven geben die wirkliche Bewegung in zweifacher Vergrößerung.

Die Anzucht der Versuchspflanzen erfolgte wöchentlich. Es wurden hierbei zehn Samen, je einer in eigenem Gefäße, ohne Vorquellung wurzelrecht in Erde gepflanzt und, vor direkter Sonnenbestrahlung geschützt, im Versuchssüdhaus des Instituts so lange belassen, bis zwischen den Kotyledonen das sich vordrängende Sproßknie eben bemerkbar wurde. In 6 bis 8 Tagen war dies eingetreten und die Pflanzen kamen in das Dunkelmzimmer, wo sie nach der aus Stoppels Darlegungen bekannten Behandlung nach zwei, längstens drei weiteren Wochen verwendbar wurden. Durch Auswahl der zwei bestentwickelten Individuen aus jeder Zehnergruppe konnten alle Wachstumsstörungen, die uns durch Stoppel bekannt geworden sind<sup>1</sup>, vermieden werden. Die Samen ent-

<sup>1</sup>) Stoppel, a. a. O., S. 612—613.



stammten einer eigenen Kultur, die wenigen Samen einer bestimmten Bohnenpflanze erwachsen, seit 1912 alljährlich weit ab von *Phaseolus multiflorus*-Anpflanzungen gehalten wurde. Es dürfte sich demnach um ein ziemlich reines Material handeln.

## 2. Versuche bei gleichzeitiger Registrierung der Leitfähigkeitsveränderungen der Luft im Versuchsraume.

Es zeigte sich vor allem, daß die einzelnen Pflanzen, auch gleichzeitig arbeitende, durchaus verschiedene Bewegungskurven zeichnen. Im allgemeinen war wohl eine annähernd 24stündige Periodizität der Hebung und Senkung feststellbar, im einzelnen wichen aber sowohl Zeitpunkt der maximalen Senkung als auch Schwingungsamplitude und insbesondere die kleineren Bewegungen, die sich in wellenförmigen Linien der verschiedensten Länge und Amplitude ausdrücken, sehr voneinander ab. Die große, der annähernd 24stündigen Bewegungsperiode entsprechende Welle tritt erst dann klar in Erscheinung, wenn Epikotyl und Blattstiel vollkommen ausgewachsen sind. Vor Erreichung dieses Zustandes zeichnet das Blatt, der Verlängerung der genannten Organe entsprechend, eine allmählich fallende Wellenlinie (Abb. 1). Die große Welle bleibt selten länger als über zwei bis drei Tage — und auch nur annähernd — konstant. In der Regel verändert sich in den folgenden Tagen der Zeitpunkt der maximalen Senkung, meist die Bewegungsamplitude und auch die in sehr verschiedenen Zeitintervallen erfolgenden kleineren Bewegungen nach oben und unten (Abb. 2). Es fällt bei Durchsicht der Kurven auf, daß die Bewegung in kleineren Intervallen die große Hebungs- und Senkungslinie sehr beeinträchtigt. Starke und häufige Oszillationen halten das Blatt offenbar davon ab, die sich über 24 Stunden erstreckende allmähliche Hebung und Senkung so auszuführen, wie ein Blatt dies vermag, bei dem die kurzfristigen Bewegungen fast ganz fehlen oder nur zeitweise und schwächer auftreten (Abb. 3). Bei Blättern mit lebhaften Oszillationen, die oft auch im Zustande maximalster Senkung nicht aussetzen, ist eine genaue Zeitbestimmung dieser Senkung unmöglich. Die Starre wird nach dem allmählichen Abklingen der Bewegungen



in verschiedener Stellung erreicht: entweder ist zu diesem Zeitpunkte die Spreite nach unten, in seltenen Fällen nach oben, am häufigsten horizontal oder annähernd horizontal gerichtet.

In einem späteren Kapitel wird darauf einzugehen sein, wovon, abgesehen von zweifellos vorhandenen großen individuellen Verschiedenheiten, das geschilderte mannigfaltige Verhalten unter gleichen Außenbedingungen wachsender Bohnenpflanzen abhängt. Hier sei festgestellt, wie sich die Bewegungen der Blätter zu den gleichzeitig im Versuchsraume registrierten Veränderungen in der Leitfähigkeit der Luft verhielten. Die Darlegungen im physikalischen Teile werden zeigen, daß sich im Durchschnitt tatsächlich zwischen 3<sup>h</sup> und 4<sup>h</sup> morgens ein Maximum der Leitfähigkeit beobachten läßt, dazu kommt ein zweites schwächeres Maximum am Nachmittag. Aus der beistehenden Abb. 4, welche die Häufigkeit der Senkungsmaxima unserer Versuchspflanzen in 158 Tagesperioden und zum Vergleiche die Häufigkeit der Senkungsmaxima bei Versuchspflanzen Stoppels in 67 Tagesperioden (gestrichelte Linie) graphisch darstellt, ist ersichtlich, daß die Bewegung der Blätter in unseren Versuchen keineswegs den gewünschten Zusammenhang mit den Veränderungen der Leitfähigkeit zeigen. Im Gegensatz zu Stoppels Versuchspflanzen, die ein scharf ausgeprägtes, der Leitfähigkeitsänderung in der Luft entsprechendes Frequenzmaximum für die Hauptsenkung ergeben, verteilt sich die Häufigkeit der erreichten stärksten Senkung bei unseren Versuchen auf drei Maxima (Mitternacht, 8<sup>h</sup> und 11<sup>h</sup>), wobei auch das stärkste unter ihnen (8<sup>h</sup>) den Leitfähigkeitsverhältnissen in der Luft nicht entspricht.

Aber auch eine genaue statistische Verfolgung der stündlichen Änderung in der Bewegungsrichtung des Blattes, verglichen mit der entsprechenden stündlichen Änderung in der Leitfähigkeit, ergibt das Fehlen jedes Zusammenhanges. Wie im physikalischen Teile näher ausgeführt ist, stehen auf Grund dieser Statistik den Fällen gleichsinniger Veränderung bei beiden Geschehnissen genau soviel Fälle gegensinniger Veränderung gegenüber, ein Verhalten, das jeden Zusammenhang restlos aufhebt.

## 2. Versuche, der Blattbewegung einen anderen Verlauf durch ein Mesothoriumpräparat aufzuzwingen.

Ähnliche Versuche wurden schon von Stoppel ausgeführt, von denen der eine, wie die Verf.n angibt, infolge allzu starker Wirkung des verwendeten Radiumpräparats zur Schädigung der Versuchspflanze führte, der andere, mit Glühstrumpfresten eines Auerbrenners durchgeführte, bemerkbare Veränderungen in der Blattbewegung zeigte<sup>1</sup>.

Für unsere Versuche kam ein Mesothoriumpräparat zur Anwendung, das in einer Kristallisierschale derart untergebracht wurde, daß es nur in der Richtung eines Radius voll wirken konnte; die Füllung der ganzen Schale mit Bleischrotkugeln sorgte für eine gegen die entgegengesetzte Seite hin zunehmende Dämpfung der Wirkung des Präparates. Diese Schale wurde auf eine horizontale rotierende Scheibe gestellt, deren Umlaufzeit 8,8 Stunden betrug. In einer Entfernung von 120 cm kam in der Höhe des Präparates zunächst an zwei diametral gegenüberliegenden Orten je eine Versuchspflanze mit ihrem Registrierapparat zur Aufstellung. Die Veränderung der Leitfähigkeit der Luft bei voller und am stärksten gedämpfter Wirkung des Präparats für die gewählte Entfernung ist im physikalischen Teil der Abhandlung näher angegeben.

Bei vorhandenem Zusammenhang der Blattbewegung mit der Zu- und Abnahme der elektrischen Leitfähigkeit müßte sich ein annähernd acht- bis neunständiger Rhythmus in den gezeichneten Kurven und bei den zwei gleichzeitig arbeitenden Pflanzen in jedem Zeitpunkte ein gegensinniger Verlauf der Bewegung zeigen.

Die zwölf Pflanzen der ersten Versuchsgruppe boten keine Andeutung der geforderten Gesetzmäßigkeit. Im Gegenteil: ganz unabhängig von der durch die Drehung des Präparates gegebenen Rhythmik in der Zu- und Abnahme der Leitfähigkeit führten alle, bis auf eine, die gewöhnliche Hebung und Senkung in den aus dem früheren Kapitel bekannten Varianten aus. Diese eine Ausnahme verdient allerdings unsere weitere Beachtung, da wir aus der beistehenden Abb. 5 ersehen, daß es sich hier um einen ungewohnten Kurvenverlauf handelt. Drei, etwa

<sup>1</sup>) Stoppel, a. a. O., S. 661—663.

12 bis 15 Stunden voneinander abstehende starke Senkungsmaxima werden bemerkbar, denen bescheidenere, aber immerhin dem ersten Rhythmus annähernd entsprechende Maxima folgen. Wie aus der Angabe der Wirkungsweise des Präparates ersichtlich ist — der Zeitpunkt vollster Wirkung ist durch ein Blitzzeichen erkenntlich gemacht — steht der Bewegungsrhythmus des Blattes in keinem einfachen Zusammenhang mit den durch das Präparat geschaffenen Veränderungen: bald findet sich das Blitzzeichen unter der Hebung, bald unter der Senkung, bald dazwischen. Immerhin war die Möglichkeit in Betracht zu ziehen, daß es sich bei dieser Kurve um den Ausdruck eines komplexen Geschehens handelt<sup>1</sup>, bei dem sich zu der bekannten, annähernd 24 stündigen Hebung und Senkung, deren Beeinflussung durch das Leitvermögen der Luft nach dem Früheren kaum mehr in Frage kommt, irgendwelche Reaktion auf die vom Präparate ausgehende Strahlung gesellt. Die sonderbare Tatsache, daß die gleichzeitig arbeitende, ungefähr in der Mitte des Versuchsraumes aufgestellte Pflanze den ungewohnten Kurvenverlauf nicht aufwies, war möglicherweise damit zu erklären, daß die andere, knapp vor der Zimmerwand stehende, der Strahlung durch hinzukommende Reflexwirkung stärker ausgesetzt war als jene. Die Tatsache ferner, daß sich bei keinem weiteren Blatte — das in Frage

<sup>1</sup>) Zum erstenmal wurde etwas Derartiges von R. Stoppel (Über den Einfluß des Lichtes auf das Öffnen und Schließen einiger Blüten, *Zeitschr. f. Bot.*, 1910, 2, 369) bei den Blüten von *Calendula arvensis* und *Bellis perennis* aufgedeckt, die neben der Reaktion auf einen 6:6 stündigen und noch deutlicher neben der Reaktion auf kürzere Beleuchtungswechsel die tagesrhythmischen Bewegungsbestrebungen hervortreten lassen. Über die mögliche Art des Zusammenwirkens photonastischer Reaktionen und autonomer Bestrebungen bei den Bewegungen von Blättern, u. a. von *Phaseolus*, hat sich zunächst ganz im allgemeinen W. Pfeffer in: Der Einfluß von mechanischer Hemmung und Belastung auf die Schlafbewegungen (Abh. der math.-phys. Kl. der sächsischen Gesellsch. der Wissensch., 1911, 32, 274 ff.) ausgesprochen. Eine eingehende Analyse des komplexen Geschehens findet sich in: Beiträge zur Kenntnis der Entstehung der Schlafbewegungen (Abh. der genannten Gesellsch., 1915, 34), wo unter Hinweis auf Stoppels Versuche mit Blüten (S. 46 ff.) und auf Grund eigener Versuche mit Blättern von *Phaseolus vulg.* (S. 48 ff.) und den andere Verhältnisse zeigenden Blättern von *Flemingia* und *Mimosa* das Zusammengreifen der tagesautonomischen Bewegungen und der aitionastischen Reaktionen (S. 124 ff.) weitgehend geklärt wird.



kommende war eines der ersten Versuchspflanzen — die bemerkenswerte Kurve auch nur andeutungsweise wiederholte, ließ die Möglichkeit offen, daß die im Versuchsraum in etwa 3 Meter Entfernung vom Präparate sich seit Beginn der Epikotylstreckung entwickelnden Pflanzen unter dem, wenn auch bedeutend schwächeren, so doch ungefähr zwei Wochen währenden Einflusse der Strahlung soweit verändert waren, daß sie für die im Versuche wirkenden Unterschiede unempfindlich wurden. Da insbesondere aus Molischs Untersuchungen<sup>1</sup> die große Empfindlichkeit der Pflanze der Radiumbestrahlung gegenüber sowohl im tropistischen Verhalten als auch bei anderen Wachstumsvorgängen hervorgeht, war es notwendig, die Versuche mit Berücksichtigung der geschilderten Möglichkeiten zu wiederholen.

Bei den im folgenden Jahre durchgeführten Versuchen wurden die Pflanzen vom Beginn der Epikotylstreckung bis zur Gebrauchsfähigkeit in einem gesonderten dunklen Raume aufgezogen, der durch einen kleinen Vorraum und ein großes Zimmer vom eigentlichen Versuchsraume getrennt ist. Die Temperatur betrug hier um etwa 1—2° weniger als im Versuchsraume, die Feuchtigkeit der Luft höchstens 80%. Die Übersiedelung der versuchsreifen Individuen erfolgte unter Dunkelsturz. Um die Bestrahlung für beide gleichzeitig in Beobachtung stehenden Pflanzen möglichst gleich zu gestalten, wurden beide nebeneinander vor eine Zimmerwand aufgestellt.

Keines der 17 zur Beobachtung gelangten Individuen zeigte irgendwelche Abweichung vom gewöhnlichen Verhalten. Auch der Vergleich der Bewegung im Versuchsraume entwickelter Blätter mit gleichzeitig arbeitenden Individuen aus dem gesonderten Anzuchtraume — es wurden drei solche Parallelversuche durchgeführt — ließ keinen Unterschied erkennen. Es blieb demnach nur die Möglichkeit offen, daß die Beeinflussung durch das radioaktive Präparat während der Vorbereitungen zum Versuche (Befestigung der Blätter am Schreibhebel) genügt, um die Reaktion zu beeinträchtigen. Auch an

<sup>1</sup>) Molisch, H., Über Heliotropismus im Radiumlichte. Sitzgsber. d. Akad. d. Wiss. in Wien, math.-naturw. Kl. 1911. 120, 1, 305 ff.

—, Über das Treiben von Pflanzen mittels Radium. Ebenda. 1912. 121, 1, 121 ff.



eine gewisse Zeit der Gewöhnung an die, wenn auch nur unbedeutend höhere Temperatur im Versuchsraume konnte vielleicht noch immer gedacht werden, obwohl schon Stoppels entsprechende Versuche einen ziemlich weiten Spielraum für diesen Faktor dargetan hatten<sup>1</sup>. Um auch diesem Einwande zu begegnen, wurde das Präparat aus dem Versuchsraume entfernt und erst dann zur Stelle gebracht, als die Blätter durch zwei Tage normale Bewegungskurven geschrieben hatten. Bei diesen Versuchen standen die Pflanzen in einer Entfernung von 240 cm von dem unbewegten, seine volle Wirkung ausübenden Präparate. Das eine Mal dauerte die Wirkung 8½ Stunden, dann 1 Stunde, schließlich ungefähr 24 Stunden. Die Abbildungen 6, a für die achtsündige, b für die einstündige Einwirkung zeigen wohl ganz klar, daß die Blattbewegung durch die vom Präparate ausgehenden Wirkungen, durch seine Strahlung und durch die Erhöhung der Leitfähigkeit der Luft, in keiner Weise irgendwie beeinflußt wird.

Es stellt somit die in Abb. 5 dargestellte Kurve einen Ausnahmefall dar, der nie wieder zur Beobachtung gelangt ist. Am ehesten wird sich der Fall, nachdem die völlige Unwirksamkeit des verwendeten Mesothoriums in zahlreichen, unter Bedachtnahme auf alle denkbaren Möglichkeiten wiederholten Versuchen erwiesen wurde, als extreme Verwirklichung einer nicht selten und auch von Stoppel beobachteten<sup>2</sup> Bewegungsweise des Phaseolusblattes auffassen lassen, bei der vor dem eigentlichen Senkungsmaximum ein niederer Vorberg in der betreffenden Kurve zum Ausdruck kommt. Die dadurch gekennzeichnete Hebung vor der Senkung zum endgültigen Maximum führt in unserem Falle das Blatt viel weiter nach aufwärts. Etwas Ähnliches, aber in viel weniger ausgeprägter Gesetzmäßigkeit zeigt ein Blatt, das bei Abwesenheit des radioaktiven Präparates die in Abb. 7 dargestellte Kurve gezeichnet hat. Durch diese Bilder vervollständigt sich unsere Vorstellung von der großen Mannigfaltigkeit und individuellen Verschiedenheit der

<sup>1</sup>) So schon bei den 1912 mitgeteilten Versuchen. Stoppel, R., Über die Bewegungen der Blätter von Phaseolus bei Konstanz der Außenbedingungen. Ber. d. d. bot. Ges. 1912. 30, 32—33.

<sup>2</sup>) Vgl. Stoppel, R. 1916. S. 618 u. Abb. 1 (S. 616).

Bewegung der Primärblätter etiolierter Phaseoluspflanzen, deren in vielen Fällen sicher erkennbarer 24stündiger Rhythmus, der aber keineswegs bei allen Individuen zeitlich gleich verläuft, nicht anders als die kurzandauernden Hebungen und Senkungen durch innere Dispositionen des Organismus gegeben ist. Eine Nastie, die man im Sinne der von Stoppel angenommenen Abhängigkeit von den periodischen Änderungen der elektrischen Leitfähigkeit der Luft vielleicht Elektronastie nennen könnte, existiert bei *Phaseolus multiflorus* ebensowenig, wie eine Nastie, die durch Strahlung des verwendeten Mesothoriums veranlaßt wird.

### 3. Welche Erklärungsmöglichkeiten bieten sich für die abweichenden Versuchsergebnisse Stoppels.

Bei der bekannt exakten Arbeitsweise der Verfasserin ist es ausgeschlossen, daß für das von ihr bei fast allen Pflanzen in zahlreichen Versuchen aufgedeckte regelmäßige Eintreffen des Senkungsmaximums um die vierte Morgenstunde entsprechend dem um diese Zeit auftretenden Hauptmaximum der Leitfähigkeit irgendwelche Versuchs- oder Beobachtungsmängel verantwortlich gemacht werden können. Um die Versuche mit Samen außereuropäischer Herkunft, die eindeutig gegen die zunächst mögliche Annahme eines ererbten, zeitlich gefestigten Tagesrhythmus sprechen, muß man Stoppel ebenso dankbar sein, wie um die vielen mühsamen Versuche über die Beteiligung des Schwerkraftreizes an der Blattbewegung. Es muß daher der Unterschied im Ausfall unserer und Stoppels Versuche dort gesucht werden, wo die Behandlung der Versuchspflanzen eine andere war als bei Stoppel, also in der Zeit von der Quellung des Samens bis zur eben beginnenden Streckung des Epikotyls. Stoppel ließ die Samen vor dem Anbau in Wasser von Zimmertemperatur quellen und beließ die Töpfe mit den Keimlingen bis zum bezeichneten Zeitpunkt in einem wohl annähernd gleichmäßig temperierten Gewächshause. Wie schon eingangs erwähnt, wurden die Samen für unsere Versuche ohne Vorquellung wurzelrecht in Erde gepflanzt und die Pflanzen bis zur beginnenden Sproßstreckung, vor direkter Sonnenbestrahlung geschützt, im Versuchssüdhaus belassen, dessen Temperaturverhältnisse die stärksten Kontraste aufweisen. Bei bedecktem

Himmel und von Sonnenunter- bis -aufgang entspricht die Temperatur hier, wenn, wie bei unseren Versuchen, für reichliche Durchlüftung gesorgt wird, annähernd der Außentemperatur. bei Sonnenbestrahlung hingegen, die an klaren Tagen um 9 Uhr beginnt und bis Sonnenuntergang andauert, kann trotz Dämpfung durch Vorhänge und Durchlüftung die Temperatur weit über 30° ansteigen. Wenn wir von individuellen Schwankungen jetzt absehen — und solche sind, wie gleichzeitig arbeitende Blätter aus Pflanzengruppen zeigten, die vom Anbaue an unter vollkommen gleichen Bedingungen lebten, zweifellos in hohem Maße vorhanden —, so können die Unterschiede für den allgemeinen Bewegungsverlauf und insbesondere für den Zeitpunkt des Senkungsmaximums nur auf den Verschiedenheiten beruhen, die von der Quellung bis zur beginnenden Epikotylstreckung, also während einer Zeitspanne von durchschnittlich 6—8 Tagen, das Leben des Keimlings beeinflusst haben. Von der Sproßstreckung an waren bekanntlich die Außenfaktoren für alle Individuen gleich; zudem geht aus Stoppels Versuchen<sup>1</sup> hervor, daß vorhergehende periodische Temperaturveränderungen auf versuchsfertige oder sich streckende Pflanzen ohne Nachwirkung bleiben, wenn die Pflanzen hernach bei konstanter Temperatur beobachtet werden. Und auf die Temperatur kommt es zweifellos in der kritischen ersten Entwicklungszeit vor allem an, denn die Lichtunterschiede an trüben und klaren Tagen dürften für fast vollständig von Erde bedeckte Samen keine nennenswerte Bedeutung haben.

Eine nachträgliche Prüfung der Versuchsergebnisse bei Berücksichtigung der Bedingungen, unter denen die erste Entwicklung des Keimlings vor sich ging, deren Verfolgung an der Hand freundlichst zur Verfügung gestellter meteorologischer Tabellen<sup>2</sup> leicht möglich war, ergab, daß das Bewegungsbild um so gesetzmäßiger ausfällt, und um so klarer die 24stündige Periode zeigt, je günstiger die Temperaturverhältnisse in der kritischen Zeit waren. Die Schwingungsamplitude der großen Periode ist ansehnlich, die Ausprägung des Senkungsmaximums

<sup>1</sup>) Stoppel, a. a. O., S. 618ff.

<sup>2</sup>) Hierfür danken wir Herrn Kollegen A. Defant, dem Vorstande unseres Institutes für kosmische Physik.



ist deutlich, die kleinen Oszillationen sind weniger störend, wenn der Keimungsbeginn an schönen Tagen einsetzte, trübe Tage, wie solche bei uns im Juni oft mit einem Tagesmittel von nur  $8-10^0$  häufig sind, lieferten ganz träge Individuen oder Pflanzen mit stark veränderlichem Bewegungsbilde. Hierbei stellte es sich heraus, daß schon der von der Temperatur sehr abhängige Verlauf der Quellung für das Bewegungsbild der entwickelten Blätter ausschlaggebend sein könnte, denn der Vergleich von Pflanzen, die beim Anbau und nur in den ersten zwei Tagen tiefer Temperatur ausgesetzt waren, mit Pflanzen, die erst nach  $3-4$  Tagen unter ungünstige Verhältnisse kamen, zeigte ganz auffallend eine Bevorzugung dieser vor jenen. In dieser Beziehung sind auch einige Parallelversuche lehrreich, die mit Pflanzen aus vorjährigem Samen und mit Pflanzen aus zweijährigem Saatgute gleicher Herkunft durchgeführt wurden. Wie die beigegebenen Abbildungen zeigen (Abb. 8), weichen die Bewegungskurven solcher vom Anbeginn unter gleichen Bedingungen lebender, gleichzeitig beobachteter Individuen sehr weit voneinander ab. Wenn bedacht wird, daß ältere Samen schon wegen der stärkeren Eintrocknung der Wasseraufnahme zunächst mehr Widerstand entgegensetzen als frische, somit auch bei jenen, die mit der Quellung einsetzenden stofflichen Umsätze zum mindesten in der ersten Zeit zeitlich und graduell anders verlaufend anzunehmen sind als bei diesen, so mag aus dem verschiedenen Ausfall der Bewegung der entwickelten Primärblätter die große Bedeutung des Verlaufes der ersten Keimungsschritte für die ganze folgende Lebenszeit des Individuums bei konstanten Außenbedingungen ermessen werden. Und dieser Gedanke festigt unsere Vorstellung von der vollkommen autonomen<sup>1</sup> Natur der in Frage kommenden Bewegung, deren in sehr vielen Fällen annähernd 24stündige Periodizität, die sich bald über wenige, bald aber auch, allmählich ausklingend, über 6 bis 8 Tage erstrecken kann, uns mit Rücksicht auf das durch alle Zeit unter dem Wechsel von Licht und Dunkelheit verbrachte Leben der Art nicht weiter wundern soll. Sehr sonderbar und für Pflanzen von Standorten verschiedener geographischer Länge ganz unverständlich wäre allerdings die

<sup>1</sup>) Im mehrfach klar ausgesprochenen Sinne Pfeffers.



Konstanz der Zeitpunkte für die Umkehrung der Bewegungsrichtung, insbesondere des Senkungsmaximums. Nach unseren Versuchen gibt es eine solche Konstanz nicht, Stoppel konnte sie beobachten. Auf Grund des vorhin Dargelegten wird dies verständlich. Stoppel hat alle Versuchspflanzen jeder Herkunft vom Quellungsbeginn der Samen an unter annähernd gleichen Bedingungen herangezogen; die ersten Schritte aus dem latenten Leben des Samens erfolgten bei allen Individuen, soweit wir dies ermessen können, gleichartig und inaugurierten derart einen gleichartigen Verlauf im stofflichen Ab- und Aufbau, als dessen schließliche energetische Ausprägung die Blattbewegung unter konstanten Außenbedingungen eben auch gleichartig in Erscheinung treten mußte. Stoppel hatte zudem das Glück, Individuen weitgehend gleichartiger Konstitution zu beobachten und dürfte unbewußt die Samen stets um dieselbe Stunde des Tages ins Wasser gelegt haben.

Über die mannigfaltigen Versuche Stoppels, durch Änderungen des angenommenen Potentialgefälles zwischen Wurzel und Blatt einen direkten Beweis für den Einfluß der Leitfähigkeit der umgebenden Luft auf die Blattbewegung zu erbringen, ist, was die physikalischen Voraussetzungen betrifft, einleitend schon gesprochen worden. Hier sei auf Grund eigener Erfahrungen über die Veränderlichkeit des Bewegungsbildes in aufeinanderfolgenden Tagen, wobei es sehr darauf ankommt, ob sich das Blatt am Beginn, im Höhepunkte oder mehr gegen das Ausklingen seiner rhythmischen Bewegungsperiode befindet, nur bemerkt, daß die Entscheidung sehr schwer fallen dürfte, ob eine beobachtete Änderung im Bewegungsverlaufe die Folge experimentell veränderter Außenfaktoren ist oder nicht. Zudem erscheint es bedenklich, daß gerade der erste Versuch, der Stoppel in ihren theoretischen Annahmen Recht zu geben scheint und sie zu ähnlichen und allen weiteren Versuchen ermuntert hat, nach ihrer eigenen Mitteilung nur dies eine Mal gelang<sup>1</sup>.

## B. Physikalischer Teil.

### 1. Messung der elektrischen Leitfähigkeit der Luft.

Zu dieser Messung wurde eine Registriermethode angewandt; eine ausführliche Beschreibung mit Angabe der Details

<sup>1</sup>) Stoppel, a. a. O., S. 639.

findet sich in einem Berichte<sup>1</sup> über luftelektrische Messungen im Jahre 1910, auf den hiermit verwiesen sei. Hier soll nur das Wesentliche kurz zusammengefaßt werden.

Das Meßinstrument ist ein mechanisch registrierendes Elektrometer nach Benndorf, ein Apparat vom Typus der Quadrantenelektrometer, bei dem ein Uhrwerk einerseits den Registrierstreifen gleichmäßig verschiebt, andererseits Minutenkontakte herstellt, wobei durch kleine Elektromagnete ein mit der »Nadel« (Lemniskate) des Instruments starr verbundener, aber von ihr isolierter Zeiger herabgedrückt wird, so daß er mittels zwischengelegten Blaupapieres punktförmige Marken auf den Registrierstreifen erzeugt und dadurch (in Minutenintervallen) den Ladungszustand der Nadel registriert. Die Nadel ist hier dauernd mit dem »Zerstreuungskörper« leitend verbunden. Das früher erwähnte Uhrwerk erfüllt — mittels eines auf die Minutenzeigerachse aufgesetzten, mit Kontaktstiften versehenen Zylinders — noch folgende Funktion: Einige Minuten vor Beginn einer runden Stunde wird die Nadel geerdet; hierbei entstehen einige Punkte, die die Nullage der Nadel kennzeichnen und zugleich eine Zeitmarke darstellen; einige Minuten später wird vorübergehend eine Verbindung der Nadel mit einer Hilfsbatterie hergestellt, so daß sie geladen wird und einen Ausschlag macht, worauf der Kontakt gelöst wird. Bis zur nächsten Erdung (also etwas über  $\frac{3}{4}$  Stunden) bleibt das System (Nadel + Zerstreuungskörper) isoliert und entladet sich langsamer oder rascher, je nach der gerade vorhandenen Leitfähigkeit der Luft, wobei der Verlauf der Entladung durch die Registrierkurve abgebildet wird. Die Differenz der Logarithmen des Anfangs- und des Endausschlages sind der mittleren polaren Leitfähigkeit während dieser Zeit proportional; hier wurde negatives Vorzeichen der Aufladung gewählt, also die positive (d. h. auf der Anwesenheit positiver Ionen beruhende) polare Leitfähigkeit in willkürlichen Einheiten gemessen. Mit Rücksicht auf den Zweck der Untersuchung: Prüfung des täglichen Ganges und seines Verhaltens zum Verlauf der Blattbewegungen, wurde von einer Umrechnung in absolute Einheiten abgesehen. Auch wurde der — genau genommen für ein rund  $\frac{3}{4}$  stündiges Inter-

<sup>1</sup>) Schweidler, E. v., Sitzgsber. d. Wiener Akad., Abt. IIa. 1910. **119**, 1839.

vall geltende — berechnete Wert der Leitfähigkeit als Repräsentant der mittleren Leitfähigkeit eines Stundenintervalles in die Urtabellen eingetragen.

Die Dunkelheit des Raumes, die eine genaue Überwachung des Apparates erschwerte, die infolge der Anwesenheit der Pflanzen für elektrische Versuche nicht sehr günstigen Feuchtigkeitsverhältnisse und endlich der Umstand, daß der Beobachtungsraum überhaupt möglichst selten betreten werden durfte, führten zu mancherlei Störungen (Isolationsfehler, Kontaktfehler u. dgl.), so daß eine ziemliche Anzahl von Beobachtungsstunden kein verwertbares Material ergab; immerhin verblieben 424 brauchbare Stundenintervalle, also eine für die Ableitung von Gesetzmäßigkeiten nicht allzukleine Zahl.

Bezüglich des täglichen Ganges ergab sich nun das in der folgenden Tabelle dargestellte Resultat; dabei enthält die zweite Kolumne die Anzahl der zur Mittelberechnung verwendeten Einzelmessungen, die dritte den direkt berechneten Mittelwert des betreffenden Intervalles, die vierte die nach dem Schema

$$\frac{1}{4} (x_{k-1} + 2x_k + x_{k+1}) \text{ ausgeglichenen Werte.}$$

Man erkennt ein Hauptmaximum zwischen 3<sup>h</sup> und 4<sup>h</sup>, ein Hauptminimum zwischen 12<sup>h</sup> und 13<sup>h</sup>, ein sekundäres Maximum zwischen 15<sup>h</sup> und 16<sup>h</sup> und ein sekundäres Minimum zwischen 17<sup>h</sup> und 18<sup>h</sup>, bzw. bei den ausgeglichenen Werten zwischen 18<sup>h</sup> und 19<sup>h</sup>. Die Amplitude ist allerdings nicht groß (etwa 6%), aber der reelle Charakter der Erscheinung unzweifelhaft.

Damit ist die eine Voraussetzung R. Stoppels (deren experimentelle Stützung durch Stoppels spätere Versuche uns bei Beginn unserer Arbeit noch unbekannt war) in ihrer Richtigkeit bestätigt, nämlich daß in geschlossenen Räumen eine Periodizität der Leitfähigkeit von ähnlicher Form wie im Freien vorhanden sei, was von vorneherein (vgl. Einleitung) als zweifelhaft gelten mußte.

Es sei schon hier bemerkt, daß H. W. Schlenk im selben Raume mit einer im wesentlichen gleichen, nur in Details verbesserten Anordnung und unter günstigeren Nebenbedingungen unsere Versuche fortgesetzt hat. Seine im Winter-Frühjahr 1921/1922 erhaltenen (noch nicht veröffentlichten) Resultate

Tabelle des täglichen Ganges der Leitfähigkeit.

Intervall	Zahl d. Beob.	Mittel	Mittel, ausgegl.
0—1 <sup>h</sup>	16	201,5	204,4
1—2	17	207	205,9
2—3	14	208	208,5
3—4	14	<b>211</b>	<b>209,6</b>
4—5	17	208,5	209,5
5—6	15	210	208,9
6—7	17	207	205,0
7—8	16	196	199,0
8—9	15	197	196,4
9—10	16	195,5	195,0
10—11	17	192	191,9
11—12	18	188	187,5
12—13	19	182*	184,9*
13—14	17	187,5	189,4
14—15	23	200,5	192,8
15—16	21	<b>202,5</b>	<b>200,8</b>
16—17	20	197,5	195,8
17—18	20	185,5*	190,0
18—19	18	191,5	189,5*
19—20	20	189,5	190,2
20—21	19	190,5	190,6
21—22	18	192	193,6
22—23	18	201	200,4
23—24	19	207,5	204,4
Tagesmittel	424	197,8	197,8

stimmen mit obigen Ergebnissen qualitativ überein; die Amplitude ist sogar noch beträchtlich erhöht, die Lage des Hauptmaximums etwas (um etwa 2 Stunden) verspätet. Zugleich ergab sich, daß auch unperiodische Änderungen der Leitfähigkeit (z. B. Erhöhung bei Föhn oder Westwettereinbruch oder Erniedrigungen bei antizyklonalem dunstigen Wetter oder Nebel) wider Erwarten im geschlossenen Raume ohne merkliche Verspätung und in überraschend großem absoluten Betrage sich einstellen; ferner daß die Ursache dieser Erscheinung in der Änderung der Zahl der ionenadsorbierenden Staubkerne liegt, die in viel stärkerem Maße den Änderungen in der Freiluft parallel geht, als man es gefühlsmäßig für einen gut verschlossenen kellerartigen Raum erwarten möchte.

Der zweite Teil von R. Stoppels Ergebnissen, der Parallelismus zum täglichen Gang der Blattbewegung,



hat sich bei unsern Versuchen nicht bestätigt, wie bereits im physiologischen Teile ausgeführt wurde.

Zur Untersuchung der Frage, ob dies vielleicht in unserem Falle durch die relativ kleine Amplitude im täglichen Gange der Leitfähigkeit bedingt sei, und ob nicht vielleicht zwischen den unperiodischen Änderungen der beiden Größen Leitfähigkeit und Blattstellung ein Zusammenhang bestehe, wurde das Beobachtungsmaterial in folgender Weise statistisch bearbeitet.

Aus den Registrierstreifen wurden alle Stundenintervalle herausgesucht, für die sowohl Leitfähigkeit als auch Blattbewegung aufgezeichnet waren. Es wurde nun ausgezählt, wie oft die Änderung der Leitfähigkeit und der Blattbewegung von einem Stundenintervall zum unmittelbar folgenden positiv, negativ oder unmerklich war. Wenn beide Änderungen positiv oder beide negativ waren, wurde der Fall als »gleichsinnig« gezählt; wenn die eine Änderung positiv, die andere negativ war, dagegen als »entgegengesetzt«; war endlich eine der beiden Änderungen oder alle beide Null, so galt der Fall als »unbestimmt«. Nach Stoppels Annahme wäre ein Überwiegen der »gleichsinnigen« Fälle zu erwarten, da die Änderung vom Standpunkte der Registrierkurve beurteilt wird, also das Kurvenmaximum einer tiefsten Blattstellung entspricht.

Die Statistik der 298 beobachteten Fälle lieferte 83 »gleichsinnige«, 84 »entgegengesetzte« und 131 »unbestimmte«.

Gleichsinniges und entgegengesetztes Verhalten sind in so nahe gleicher Anzahl vertreten, als dies nur die Wahrscheinlichkeitsrechnung bei tatsächlicher Unabhängigkeit der beiden Ereignisse und reiner Zufälligkeit ihrer Kombination voraussehen läßt.

## 2. Versuche mit ionisierend wirkenden radioaktiven Präparaten.

Die Versuchsanordnung sowohl als die (negativen) Ergebnisse sind bereits im physiologischen Teile ausführlich besprochen. Hier seien nur einige quantitative Daten nachgetragen. Die wirksame radioaktive Substanz war ein Mesothorpräparat, eingeschlossen in einer Hartgummikapsel, die auf der einen Seite mit einem Glimmerplättchen bedeckt war. Nach der üblichen Bemessung in »Radiumäquivalenten«, d. i. die Menge

von Radium-Element, deren Gammastrahlung dieselbe Stärke besitzt wie die des zu messenden Präparates, war unser Mesothorium mit 0,3 mg zu bewerten.

Durch Vorversuche im physikalischen Institute wurde festgestellt, in welchem Maße die natürliche Leitfähigkeit der Luft geändert wurde, wenn das Mesothor in der später gewählten Anordnung (vgl. Physiol. Teil) aus 120 cm Entfernung je nach der Stellung der absorbierenden Hülle mit minimaler oder maximaler Intensität ionisierend wirkte.

Das Ergebnis war:

Mesothor nicht vorhanden: Leitf. in willk. Einh. 100

„ minimal strahlend: „ „ „ „ 123

„ maximal „ : „ „ „ „ 293

Die Differenzen sind also groß genug, um merkbar zu sein, da sie die natürlichen Schwankungen der Leitfähigkeit beträchtlich übersteigen, aber doch nicht so groß, daß eine direkte schädigende Einwirkung der Strahlung zu erwarten wäre.

### Zusammenfassung.

1. Die Voraussetzung R. Stoppels, die durch spätere Versuche der Verfasserin ihre experimentelle Stützung fand, wurde als zutreffend befunden: auch in geschlossenen Räumen ist eine Periodizität der elektrischen Leitfähigkeit der Luft von ähnlicher Form wie im Freien vorhanden.

2. Die periodische Bewegung der Primärblätter etiolierter Phaseoluspflanzen hat keinen Zusammenhang mit den Änderungen der Leitfähigkeit. Dies ergibt sich aus dem Vergleich der gleichzeitig registrierten Veränderungen beider Geschehnisse im gleichen Raume und aus dem Ausbleiben der Reaktion nachweislich aktionsfähiger Blätter auf rhythmische Änderungen der Luftionisierung, wie sie künstlich durch ein Mesothoriumpräparat erzielt werden. Hierbei erweist sich die Pflanze auch der aktinischen Wirkung des Präparats gegenüber völlig indifferent.

3. Die periodische Bewegung der Primärblätter, die erst nach Vollendung des Streckungswachstums von Epikotyl und Blattstiel rein zutage tritt, ist sowohl rücksichtlich der Zeit und Amplitude als auch rücksichtlich der Häufigkeit und Form kleiner

Oszillationen und der Dauer der Beweglichkeit bei den einzelnen Pflanzen sehr verschieden. Abgesehen von stark fühlbaren individuellen Schwankungen hat bei nachträglich gleichen Außenbedingungen die Temperatur in den ersten Keimungsstadien (mit viel Wahrscheinlichkeit schon bei der Quellung) auf das Bewegungsbild der erwachsenen Primärblätter einen entscheidenden Einfluß. Dadurch wird die Bewegung als autonomer Vorgang im Sinne Pfeiffers gut gekennzeichnet.

4. Die Gleichartigkeit des Bewegungsbildes bei den Versuchspflanzen Stoppels läßt sich durch weitgehende innere Übereinstimmung der betreffenden Individuen und durch die annähernd gleiche Behandlung des Saatgutes von der Quellung an erklären.

### Tafelerklärung.

#### Tafel V.

Abb. 1. Ind. Nr. 1 (1920); vom 5. V. 16<sup>15h</sup> bis 7. V. 17<sup>h</sup>. Blattbewegung bei gleichzeitiger Streckung des Blattstiels.

Abb. 2. Ind. Nr. 30 (1920); vom 12. VII. 11<sup>h</sup> bis 15. VII. 16<sup>30h</sup>. Veränderlichkeit des Bewegungsbildes in aufeinanderfolgenden Tagen.

Abb. 3. a) Ind. Nr. 5 (1920); vom 13. V. 0<sup>h</sup> bis 15. V. 16<sup>30h</sup>. Bewegungsbild ohne Schwingungen kurzer Dauer.

b) Ind. Nr. 8 (1921); vom 23. VI. 19<sup>h</sup> bis 27. VI. 3<sup>h</sup>. Bewegungsbild mit sehr regelmäßigen Schwingungen kurzer Dauer.

Abb. 4. Frequenzkurve für das Eintreten des Senkungsmaximums in 158 Tagesperioden: zum Vergleich (gestrichelte Linie) das Senkungsmaximum in 67 Tagesperioden bei den Versuchen Stoppels.

#### Tafel VI.

Abb. 5. Ind. Nr. 26 (1920); vom 1. VII. 17<sup>h</sup> bis 4. VII. 14<sup>15h</sup>. Erklärung im Text.

Abb. 6. a) Ind. Nr. 18 (1921); vom 20. VII. 22<sup>h</sup> bis 23. VII. 21<sup>h</sup>. Unbeeinflussbarkeit der Bewegung durch ungefähr achtsündige (22. VII. 13<sup>30h</sup>—22<sup>h</sup>) Einwirkung des Mesothoriums.

b) Ind. Nr. 20 (1921); vom 26. VII. 0<sup>h</sup> bis 28. VII. 5<sup>h</sup>. Unbeeinflussbarkeit der Bewegung durch zweimalige einstündige (27. VII. 12<sup>30h</sup>—13<sup>30h</sup> und 21<sup>50h</sup>—22<sup>50h</sup>) Einwirkung des Mesothoriums.

Abb. 7. Ind. Nr. 17 (1920); vom 9. VI. 18<sup>h</sup> bis 12. VI. 16<sup>50h</sup>. Erklärung im Text.

Abb. 8. a) Ind. Nr. 5 (1921); vom 14. VI. 18<sup>h</sup> bis 17. VI. 17<sup>h</sup>.

b) Ind. Nr. 4 (1921); gleichzeitig. Nr. 5 aus einjährigem, Nr. 4 aus zweijährigem Samen.



## Besprechungen.

### **Buchner, P., Tier und Pflanze in intrazellulärer Symbiose.**

Gebr. Borntraeger, Berlin. 1921. XI + 462 S. 103 Abb. u. 2 Taf.

Buchners Werk bringt eine außerordentlich dankenswerte Zusammenstellung des im Titel bezeichneten reichen Tatsachenmaterials, das gerade in den letzten Jahren durch eine Fülle von Neuentdeckungen, namentlich über Symbiose zwischen Insekten und Pilzen, bzw. Bakterien, sehr stark angeschwollen ist. Gerade auf diesem Forschungsgebiet danken wir auch Verf. eine Reihe von Untersuchungen, die teilweise erst in vorliegendem Buche veröffentlicht werden. Ferner wird für viele Symbioseprobleme hier erstmals eine einheitliche Betrachtung gegeben. Verf. überschreitet bewußt die im Titel gezogene Grenze, indem er auch Fälle extrazellulärer Symbiose berührt, die in enger Beziehung zur intrazellulären stehen, und indem er auch dann von Symbiose spricht, wo die gegenseitige Förderung noch nicht erwiesen ist.

Zwei Gruppen pflanzlicher Organismen treten in intrazelluläre Symbiose mit Tieren: einerseits Algen, andererseits Pilze und Bakterien. Die Algensymbiose findet sich ja bereits in Lehrbüchern als verhältnismäßig gesicherte Tatsache, sie wird daher hier ziemlich knapp dargestellt. Die Wirte sind durchsichtige und darum meist kleinere Vertreter aus fast allen Tierstämmen mit Ausnahme der Arthropoden und Wirbeltiere. Die symbiotischen Algen des Süßwassers sind ausschließlich grüne Zoochlorellen (a. d. Fam. d. *Protococcales*), deren Natur schon lange, namentlich seit Beijerinck, erkannt ist. Die braunen, gelben oder violetten Zooxanthellen mariner Tiere sind nach Verf. Cryptomonaden z. T. auch Chrysomonaden. Daneben werden eingehender die grünen Bewohner des marinen Strudelwurms *Covoluta roscoffensis* geschildert. Nach Untersuchungen von Keeble und Gamble handelt es sich hier um eine *Carteria*, mit deren Palmellastadien an farblosen *Convoluten* die künstliche Infektion gelang, während die membranlosen Symbionten nicht mehr infektionstüchtig sind und auch nicht mehr außerhalb des Wirts gezüchtet werden können. In den Formenkreis dieser symbiotischen *Carteria* sollen auch mehr oder minder farblose Nebenformen



gehören, ferner sehr weitgehende Entartungsstadien, die aber nach den Autoren selbst noch weiterer Prüfung bedürfen. Im ref. Werke finden schließlich die älteren Angaben über eine etwaige Symbiose von höheren Grün- und Rotalgen mit Schwämmen Erwähnung. Als Form der Übertragung scheint bei allen symbiotischen Algen Neubesiedlung in Frage zu kommen.

Die physiologische Seite der Algen-Symbiose wird namentlich auf Grund der Versuche von Trendelenburg und Pütter erörtert. Vorteile, die die Symbionten ihren Wirten bieten, sieht Verf.:

1. In der Sauerstoffproduktion, die namentlich in schmutzigem Wasser dem Wirt wertvoll werden kann.
2. In der Abgabe von Assimilaten, die möglicherweise durch teilweise Verdauung der Algen einigen Wirten zugeführt werden.
3. In der Schutzfärbung, die sich einige Tiere (natürlich nicht die Planktonformen) zunutze machen.

Als Vorteile für die Algen werden nur die  $\text{NH}_3$ -Produktion z. B. bei Aktinien und die positiv phototaktische Reaktion tierischer Partner erwähnt. Nach Verf. liegt so der größere Vorteil der Symbiose mindestens in vielen Fällen auf Seiten des Tieres.

Als 2. Gruppe von Symbioseerscheinungen schildert Verf. das Vorkommen von Pilzen und Bakterien in Insekten. In diesem Teile liegt der Schwerpunkt des Buches, zumal Verf. hier viel Eigenes bringt. Natürlich können in vorl. Ref. nur wenige Tatsachen hervorgehoben werden, zumal aus den meisten Insektenordnungen Symbiosenfälle bekannt sind. Als Symbionten haben wir einerseits typische Bakterien, z. B. *Bacillus cuenoti* in den Fetzellen der Schaben, und andererseits echte Pilze namentlich aus der Gruppe der Saccharomyceten. Daneben konnte aber bei einer ganzen Reihe von Organismen die Zugehörigkeit zu einer dieser beiden Pflanzengruppen noch nicht festgestellt werden. Noch schlechter sind wir über die Physiologie der Symbionten unterrichtet. Der Schluß des Verf.s, daß es sich hier um echte Symbiose und nicht etwa um Parasitismus handelt, stützt sich daher hauptsächlich auf die weitgehend entwickelten Einrichtungen und Organe, die nur dem Aufenthalt und der sicheren Übertragung der Symbionten dienen. Derartige Organe nennt Verf. Mycetome und die entsprechenden Zellen Mycetocyten bzw. Bakteriocyten.

Als 1. Beispiel dieser eigenartigen Verhältnisse sei die Anobinensymbiose kurz wiedergegeben. Die Wirte sind holzbohrende Käfer, deren Epithelzellen des Mitteldarms teilweise von Saccharomyceten bevölkert sind. Daneben erfüllen die Pilze im geschlechtsreifen Tier Schlüchle, die bei der Geschlechtsöffnung münden und anscheinend

nur dazu dienen, die Eischale bei der Eiablage oberflächlich mit Symbionten zu besiedeln. Die ausschlüpfenden Larven infizieren sich dann, indem sie Teile der Eischale fressen. Physiologische Untersuchungen über die Eigenart der Symbionten liegen nicht vor; Verf. kann daher nur vermuten, daß sie ein Zellulose-lösendes Ferment in den Darm des Wirts entleeren, und so in eine Reihe zu stellen sind mit den ähnlich wirkenden Bakterien aus dem Darm der Wiederkäuer und mit den Pilzen aus den Pilzgärten der Termiten usw.

Ausgesprochene Mycetome finden sich z. B. bei Blattläusen im sogenannten Pseudovitellus. Sie bestehen aus 2 Strängen im Hinterleib und sind in ihren wenigen, relativ großen Zellen mit Symbionten erfüllt. Die Natur der Gäste steht nach Verf. noch nicht sicher fest. Er schildert sie als kleine Bläschen mit meist 2—4  $\mu$  Durchmesser, die aber aufs zehnfache dieser Größe anschwellen können und einen »kleinen einfachst gebauten Caryosomkern« enthalten. Vermehrung erfolgt durch Querteilung oder Sprossung. Während ein Teil der Untersucher die Symbionten zu den Saccharomyceten (bzw. Schizosacch.) stellt, glaubt Pecklo sie mit dem Stickstoff assimilierenden Azotobacter identifizieren zu können, da die Wuchsformen des Symbionten außerhalb des Wirtes diesem Bakterium gleichen. Die eiweißarme Kost der Blattläuse erleichtert diese Vermutung, der sich auch Verf. anschließt. Wir hätten es danach hier mit einer Parallelerscheinung zu den Leguminosenknöllchen zu tun. Die Übertragung der Symbionten findet hier wie bei allen übrigen Insekten (mit Ausnahme der oben erwähnten Anobinen) durch das Ei statt. Die Einzelheiten sind verschieden bei den einzelnen Insektenarten und Generationen, stets aber zeigen sie, daß der Wirt durch sie die regelmäßige Übertragung zu sichern sucht. Vielfach sind es extraembryonale Zellen bzw. Synzytien des Eis, die die Symbionten aufnehmen oder von einwandernden Mycetocyten übernehmen. Bei einigen Blattläusen wächst sogar eine Art von Empfängnishügel durch die Follikelzellen den Symbionten entgegen. Ob die Symbionten aktiv oder passiv wandern, ist in den meisten Fällen noch ungeklärt. Die infizierten Zellen zeigen manchmal Riesenkerne mit vermehrten Chromosomen und Zentrosomen. Aus all den komplizierten Einrichtungen — vielfach leben 2—3 Symbiontenarten in einem Wirt — zieht Verf. mit ziemlicher Berechtigung den Schluß, daß hier tatsächlich echte Symbiose vorliegt, wenn auch das endgültige Urteil zweifellos physiologischen Untersuchungen vorbehalten werden muß.

Bakterien als vermutliche Symbionten werden außer bei Insekten (und bei der Amöbe *Pelomyxa*?) auch noch in den Speichernierenzellen der Landschnecke *Cyclostoma elegans* gefunden. Ferner werden

Chytridineen in Zellen ähnlicher Organe bei Molguliden (Ascidien) angegeben. Auch hier ist die Physiologie noch ganz ungeklärt. Vielleicht machen die Symbionten in den beiden letztgenannten Fällen den Stickstoff der Stoffwechselprodukte für den Wirt wieder nutzbar oder führen die Exkrete wenigstens in eine dem Wirt unschädliche Form über.

Als letzte Gruppe werden die Fälle von Leuchtsymbiose angeführt. Nach eingehenden Untersuchungen aus dem Jahre 1914 von Pierantoni und vom Verf. hält es letzterer mindestens bei Leuchtkäfern, Pyrosomen und Cephalopoden für sicher, daß das Licht der Leuchtorgane von Leuchtbakterien erzeugt wird. Chromidien-artige Strukturen der Leuchtzellen sollen Bakterien darstellen und andererseits konnten aus Leuchtorganen ähnlich gestaltete Bakterien in Kultur genommen werden. Bei *Sepia* leuchten die Symbionten, die allerdings extrazellulär in den sogenannten Nidamentaldrüsen leben, auch tatsächlich außerhalb des Wirts, während bei den übrigen Symbionten leider noch keine positiven Angaben über ihre Leuchtfähigkeit in Reinkultur vorliegen. Möglicherweise fehlen bislang jedoch nach Verf. geeignete Kulturversuche, zumal auch echte Leuchtbakterien in Kultur die Fähigkeit zu leuchten verlieren können. Für die Ansicht des Verf.s spricht ferner:

1. die Tatsache, daß auch bei den Eiern der meisten leuchtenden Tiere ein diffuses Leuchten festgestellt werden konnte,
2. das übereinstimmende Fehlen von Leuchtbakterien und leuchtenden Tieren im Süßwasser und
3. das Untersuchungsergebnis, daß auch für das tierische Leuchten ebenso wie für dasjenige der Bakterien reichliche Sauerstoffzufuhr nötig ist.

Das Leuchten der übrigen Tierformen könnte nach Verf. sehr wohl ebenfalls auf Leuchtbakterien zurückzuführen sein, zumal einige cytologische Untersuchungen in verschiedenen Leuchtorganen bakterienähnliche Strukturen ergaben.

Auch die geschichtlichen Wege und Irrwege der Symbioseforschung werden eingehend behandelt. U. a. lehnt dabei Verf. die Portiersche Deutung aller Chromidien als symbiotische Bakterien ab. Künftigen Nachuntersuchungen muß es ja wohl auch überlassen bleiben, nachzuprüfen, ob die Angaben des französischen Forschers zutreffen, daß aus Tieren gezüchtete Sporen solcher symbiotischer Bakterien u. a. trockenes Erhitzen auf mehr als  $140^{\circ}$  (!) und Kochen in absolutem Alkohol bei  $120^{\circ}$  (!) auszuhalten vermögen.

Walter Zimmermann.



**Ruttner, Fr.,** Das elektrolytische Leitvermögen verdünnter Lösungen unter dem Einfluß submerser Gewächse. I.

Sitzgsber. Ak. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. I. 1921. **130**, 71—108.

Der Verf. untersucht mittels elektrischer Leitfähigkeitsbestimmungen die Verwendung der Karbonate bei der  $\text{CO}_2$ -Assimilation der Wasserpflanzen, da die hierbei auftretenden Konzentrationsänderungen im Elektrolytgehalt des Wassers durch Widerstandsmessungen sehr rasch und genau bestimmt werden können. Ein Ausgangsversuch mit *Elodea* in Leitungswasser gab folgendes bemerkenswerte Ergebnis: Innerhalb 6 Vormittagsstunden findet bei Belichtung ein Abfall des elektrolytischen Leitvermögens auf nahezu die Hälfte des ursprünglichen Wertes statt; weiterhin tritt ein leichter Anstieg ein, der beispielsweise um  $3^h$  ein Maximum erreicht und bei abnehmender Helligkeit wieder steil abfällt; während der Nacht steigt die Kurve leicht an, fällt steil, wenn auch nicht stark, bei Sonnenaufgang, um weiterhin denselben Verlauf wie am vorigen Tag zu nehmen. Diese Kurve stellt also einen durch mehrere Faktoren bestimmten Vorgang dar und ist zunächst mit dem  $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$ -Gehalt des verwandten Wassers in Beziehung zu bringen. Der steile Abfall bei Beginn der Assimilation erklärt sich dann leicht als die Folge des  $\text{CO}_2$ -Verbrauchs und die dadurch bedingte Ausfällung von  $\text{CaCO}_3$ , zumal, da in Lösungen von  $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$  in destilliertem Wasser die Kurve denselben Verlauf aufweist. Analog ist der nächtliche Wiederanstieg auf die teilweise Umwandlung des neutralen Karbonats in Bikarbonat durch die Atmungskohlensäure zurückzuführen.

Schwieriger ist dagegen die Erklärung des Maximums der Leitfähigkeit im intensiven Licht und die bei abnehmender Helligkeit eintretende rasche Senkung der Kurve. Zunächst prüft Verf., ob die Kurve überhaupt mit der  $\text{CO}_2$ -Assimilation in Beziehung gebracht werden darf und untersucht den Kurvenverlauf bei verschiedenfarbiger Belichtung und bei Verdunklung. Als Lichtfilter diente eine  $\text{K}_2\text{Cr}_2\text{O}_7$ - und eine Kupferoxydammoniaklösung. In Versuchen, die sich über mehrere Tage erstreckten, findet er weitgehende Übereinstimmung der Kurven in weißem und rotem Licht, während die in blauem Licht erhaltene Kurve keine ausgesprochenen Tagesschwankungen aufwies und die Kurve des Dunkelversuchs annähernd horizontal verlief.

Um nun den Lichtanstieg des Leitvermögens verständlich zu machen, knüpft der Verf. an die von Klebs u. a. beobachtete Tatsache an, daß das Wasser, in dem sich assimilierende Pflanzen befinden, Phenolphthalein rötet. Die von Hassack hierfür gegebene Erklärung, der eine Alkaliausscheidung aus der belichteten Pflanze annimmt, lehnt der



Verf. ab, da bei Verwendung kalkfreier Sprosse in destilliertem Wasser oder in Lösungen von karbonatfreien Elektrolyten weder eine Phenolphthaleinrötung, noch ein Lichtanstieg des Leitvermögens zu konstatieren ist, und zwar auch nicht, wenn durch  $\text{CO}_2$ -Einleiten für normale Assimilation gesorgt wird. Für diesen Lichtanstieg der Kurve kann demnach nicht eine Erhöhung der Äquivalentkonzentration, sondern nur eine solche des Äquivalentleitvermögens infolge Veränderungen der Karbonate in Betracht kommen; und zwar nimmt der Verf. zunächst an, daß die  $\text{OH}$ -Ionen eine Vermehrung erfahren infolge des  $\text{CO}_2$ -Entzugs durch die assimilierende Pflanze. Diesen letzten Punkt stützt der Verf. durch die Tatsache, daß der Lichtanstieg des Leitvermögens durch Einleiten von  $\text{CO}_2$  vollständig rückgängig gemacht werden kann. Die Annahme einer Konzentrationserhöhung der  $\text{OH}$ -Ionen bietet dann keine Schwierigkeit, da die vorhandenen Bikarbonate bei der Assimilation in neutrale Karbonate überführt werden und diese Karbonate bei gleicher Äquivalentkonzentration beträchtlich stärker hydrolytisch gespalten sind als die Bikarbonate.

Hier tritt jedoch eine Schwierigkeit auf; der Verf. stellte nämlich empirisch fest, daß die Leitvermögensdifferenz von Karbonat und Bikarbonat höchstens 0,07 Einheiten beträgt, während sich im Versuch mit *Elodea* eine 2—6 mal größere Schwankung in der betreffenden Assimilationsperiode ergibt. Ein Schwankungsausmaß dieser Größenordnung konnte er jedoch in einem Modellversuch, bei Einleiten von  $\text{CO}_2$  in eine  $\text{Ca}(\text{OH})_2$ -Lösung, erzielen und folgert daraus, daß umgekehrt bei den *Elodea*-versuchen eine Hydroxydbildung auf Kosten des Karbonats eintritt. Die einfachste Erklärung hierfür ist für den Verf. in der Annahme gegeben, daß die  $\text{CO}_2$ -Assimilation nach der Umwandlung des Bikarbonats in Karbonat nicht beendet ist, sondern daß dem Karbonat, soweit es gelöst ist, noch ein Teil der Anionen entzogen und durch  $\text{OH}$ -Ionen ersetzt wird, derart, daß  $\text{Ca}$ -Ionen langsamer in die Zellen eintreten als die  $\text{CO}_3$ - bzw. die  $\text{HCO}_3$ -Ionen und dafür die dem Anionenüberschuß entsprechende  $\text{OH}$ -Ionenmenge aus der Pflanze in die Lösung abgegeben wird. Die Annahme eines  $\text{OH}$ -Ionenaustritts aus der Zelle hält der Ref. im vorliegenden Falle nicht für nötig, da ja einem Anionenüberschuß in der Zelle schon durch die  $\text{CO}_2$ -Assimilation gesteuert werden kann und daher die  $\text{OH}$ -Ionenanreicherung vielleicht einen extrazellulären, auf Kosten des Wassers der Außenlösung sich abspielenden Vorgang darstellt, wobei freilich noch das Schicksal der gleichzeitig entstehenden  $\text{H}$ -Ionen zu klären wäre.

Ferner untersucht der Verf. die oft diskutierte Frage, ob Karbonate als solche überhaupt von der Pflanze, wenn auch z. T. unter Bevor-

zung des Anions, aufgenommen werden. Aus Assimilationsversuchen in filtrierter  $\text{CaCO}_3$ -Lösung geht hervor, daß die Leitfähigkeit innerhalb z. B. 8 Tagen auf einen Wert sinkt, der dem Leitvermögen eines mittelgut destillierten Wassers entspricht und außerdem in der Lösung in diesem Zeitpunkt auf analytischem Wege nur Spuren von Kalzium nachgewiesen werden können. In Versuchen mit  $\text{KaHCO}_3$  sank das Leitvermögen noch rascher, während im Dunkeln nur wenig Karbonat von der Pflanze aufgenommen wurde. Es werden also entgegen der Annahme Nathansons u. a. Karbonate als solche von der Pflanze tatsächlich, wenn auch langsam, aufgenommen und Verf. zweifelt daher auch nicht an der photochemischen Reduktion der den Pflanzen in dieser Form gebotenen Kohlensäure. Ref. möchte hier bemerken, daß sich die Frage, in welcher Form die Kohlensäure von der Pflanze assimiliert wird, sich letzten Endes auf die Frage präzisiert, in welcher Form die Kohlensäure dem Chloroplasten geboten wird. Auf jeden Fall muß die Kohlensäure auf ihrem Weg zum Chloroplasten das Protoplasma passieren, in dem mit Sicherheit von vornherein gepufferte Karbonatgemische anzunehmen sind. Es wird sich daher die eben berührte Frage überhaupt nicht aus Überlegungen über die Art und Weise der Kohlensäureaufnahme aus dem Außenmedium erklären lassen.

Und dieser Gesichtspunkt ist nun auch gegenüber dem Gesamtergebnis der beschriebenen Versuche einzuhalten, die Verf. dahin zusammenfaßt, daß die wichtigste  $\text{CO}_2$ -Quelle für Elodea die durch die Gleichgewichtsverhältnisse in Bikarbonaten bedingte Menge freien Kohlendioxyds ist und daß die Aufnahme der kohlensauren Ca-Salze viel zu langsam erfolgt, als daß sie eine ausschlaggebende Rolle spielen könnte.

Anhangsweise kommt der Verf. noch auf die Bedeutung der  $\text{CO}_2$ -Assimilation, aus  $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$  haltigen Wässern in der Natur zu sprechen und zeigt an zahlenmäßigen Befunden, daß die durch die  $\text{CO}_2$ -Assimilation in diesem Falle bedingte Kalkausfällung hinreichend auch das Auftreten mächtiger Kalklager an Seeufern erklärt.

Die sorgfältige Arbeit ist einmal durch die Einführung einer genauen und bequemen Untersuchungsmethode bemerkenswert, ferner dadurch, daß sie die Frage nach der Möglichkeit einer direkten Karbonataufnahme bei der Assimilation wohl endgültig, und zwar in positivem Sinn, geklärt hat.

Kurt Noack.

## Warburg, O., Physikalische Chemie der Zellatmung.

Biochem. Zeitschr. 1921. 119, 134—166.

Für den Verf. stellt sich die Atmung als eine Oberflächenreaktion dar, die als solche an die Struktur der Zellen gebunden ist und als

im Prinzip freiwillig verlaufende Reaktion an bestimmten Verbrennungs-orten lediglich durch Beseitigung der Reaktionswiderstände, nicht durch Energiezufuhr, im Gang gesetzt wird.

In zusammenfassender Weise berichtet Verf. zunächst über seine früheren Arbeiten, die auch hier erwähnt werden müssen, da sie die Grundlage für die neuen experimentellen und theoretischen Folgerungen der vorliegenden Arbeit darstellen.

1. Die gesamte Atmung ist an die festen Zellbestandteile gebunden: Rote Vogelblutkörperchen z. B., die auf  $-80^{\circ}$  abgekühlt werden, zerreißen, worauf sich nach Abzentrifugieren der festen Bestandteile nur noch in diesen Atmung nachweisen läßt.

2. Die atmungshemmende Wirkung der Narkotika ist als Grenzflächenveränderung der kolloidalen Zellstruktur aufzufassen: werden zu gärendem Hefepreßsaft verschiedene Narkotika zugesetzt, so ist der Eintritt der Gärungshemmung stets von einer Ausflockung der Kolloide begleitet. Trotzdem ergibt sich beim Vergleich verschiedenartiger Narkotika, daß ihre atmungshemmende Wirkung nicht ausschließlich eine Funktion der Kapillardepression darstellt; nur bei Beschränkung auf chemisch verwandte Stoffe, z. B. die Reihe der aliphatischen Alkohole, ist diese Beziehung vorhanden.

3. Eine die Wirkung sämtlicher Narkotika umgreifende Gesetzmäßigkeit ist andererseits darin gegeben, daß sich ganz allgemein narkotische Wirkungsstärken und Adsorptionsgrößen der Narkotika direkt proportional zueinander verhalten. Die Adsorption geht größtenteils an den festen Zellbestandteilen vor sich, entspricht also der Adsorption chemisch indifferenten Stoffe an Tierkohle. Die Größenordnung der Adsorptionswerte ergibt sich aus folgendem Beispiel: wird zu einer Aufschwemmung roter Vogelblutkörperchen in Kochsalzlösung Thymol als Narkotikum zugesetzt und die Verteilung des Thymols zwischen lebenden Zellen und umgebender Lösung nach Einstellung des Gleichgewichts gemessen, so ergibt sich, daß ein Volumen Zellen 7 mal soviel Thymol enthält als ein Volumen der Salzlösung: dieser Verteilungskoeffizient ist von der Narkotikumkonzentration der Lösung ziemlich unabhängig.

4. Ein für die Atmung wesentlicher Bestandteil der Zellstruktur scheint das Eisen zu sein. Dies läßt sich aus der Wirkung der Blausäure auf die Atmung folgern: Obwohl Blausäure bezüglich seiner hemmenden Beeinflussung der Atmung den wirksamsten aller daraufhin untersuchten Stoffe darstellt, ist seine Adsorptionskonstante außerordentlich klein, etwa von der Größe des zehntausendmal unwirksameren Acetons. Da nun Blausäure und Fe sich sehr leicht verbinden und der



Fe-gehalt der Zelle seiner Größe nach der zur Atmungshemmung nötigen Blausäuremenge entspricht, liegt es nahe, die Wirkung der Blausäure in der Abfangung des Eisens zu suchen und also diesem eine wichtige Rolle bei der Atmung zuzuweisen.

Diese an der Zelle erhobenen Befunde gaben nun dem Verf. die Möglichkeit, mittels leicht kontrollierbarer Modellversuche einen tieferen Einblick in die Atmungsvorgänge zu gewinnen. Die Zellstruktur wurde durch Blutkohle ersetzt, das Atmungsmaterial durch Cystin vertreten. Cystin und andere Aminosäuren, ferner Oxalsäure sind Stoffe, die nach Adsorption an Blutkohle entgegen dem Verhalten der meisten anderen Stoffe eine außerordentlich starke Beschleunigung ihrer Oxydation erfahren; die Endprodukte der Cystinoxydation sind dieselben wie in der lebenden Zelle: Kohlensäure, Ammoniak, Schwefelsäure; wichtig ist hierbei, daß die am  $O_2$ -Verbrauch gemessene Wirksamkeit der Blutkohle als Oxydationskatalysator mit dem  $O_2$ -Verbrauch gleicher Gewichtsmengen lebenden Gewebes übereinstimmt.

An diesem Punkt setzt nun die experimentelle Weiterführung des Problems ein, indem Verf. in vorliegender Arbeit zunächst zeigt, daß die Oberflächenoxydation an Blutkohle auch insofern mit der Atmung der Zelle übereinstimmt, als sie durch Narkotika in ähnlicher Weise gehemmt wird wie diese. Und nun bot sich die Möglichkeit, mittels der Modellversuche die Wirkungsweise der Narkotika des Näheren festzulegen, daraus Analogieschlüsse auf die Wirkung der Narkotika bei der Zellatmung zu ziehen und damit das Wesen der Atmung selbst zu beleuchten.

Durch Adsorptionsmessung konnte Verf. zunächst feststellen, daß an-Tierkohle adsorbiertes Cystin von den Narkoticis verdrängt wird; zweitens ergab die Bestimmung der Sauerstoffaufnahme Hemmung der Cystinoxydation in Gegenwart eines Narkotikums. Der relative Wert der Oxydationshemmung war regelmäßig nahe übereinstimmend mit dem relativen Wert der Adsorptionsverdrängung, wie folgendes Beispiel zeigt: werden 100 ccm einer 0,036 % proz. Cystinlösung mit 2 g Kohle und 0,45 g Dimethylharnstoff als Narkotikum versetzt, so werden 55 % des adsorbierten Cystins verdrängt, während die Sauerstoffaufnahme um 66 % gehemmt wird. Der relative Wert der Oxydationshemmung war regelmäßig um einige Prozente höher als derjenige der Adsorptionsverdrängung; deshalb vermutet der Verf., daß nicht nur das Cystin, sondern auch der Sauerstoff an der Kohle adsorbiert und von den Narkotika, wenn auch in geringerem Maße, verdrängt wird.

Rechnerische Überlegung ergab nun, daß im vorliegenden Fall der Oxydationshemmung die Grenzflächenspannung der narkotischen Lösung



nur insofern von Bedeutung ist, als sie mit der Adsorption zusammenhängt; jedoch betont der Verf. ausdrücklich, daß in anderen Fällen, wo es sich nicht ausschließlich um eine Beeinflussung chemischer Reaktionen handelt, so z. B. bei der Cytolyse, an eine unmittelbare Beziehung zwischen Grenzflächenspannung und narkotischer Wirkung gedacht werden kann. Wohl aber ließ sich eine andere Größe in direkte Beziehung zur Cystinverdrängung setzen, nämlich die Molekularvolumina der Narkotika, bzw. die die Kohle bedeckenden Flächen der als Würfel gedachten Narkotikamoleküle: der Verf. bestimmte bei verschiedenen Narkoticis die Zahl der Millimole, die an die Tierkohle adsorbiert wurden, wenn eine und dieselbe Cystinmenge (0,03 Millimole) dabei aus der Kohlenoberfläche verdrängt wurde; die Produkte aus den gefundenen Millimolzahlen und den jeweiligen Flächen der Narkotikumoleküle stimmten in großer Annäherung überein. Hieraus ergibt sich also der Schluß, daß die Cystinverdrängung durch Narkotika eine Funktion des Molekularvolumens dieser Stoffe darstellt.

Von diesem Gesichtspunkt aus konnte nun der Verf. auch dem Wesen der Blausäurewirkung auf die Cystinoxydation näher kommen. Wenn auch in diesem Fall das Molekularvolumen maßgebend wäre, könnte in Anbetracht des kleinen Molekularvolumens der Blausäure eine Cystinverdrängung und eine Hemmung der Cystinoxydation nur mit relativ großen Dosen bewirkt werden; und dies bestätigte sich auch im Experiment wenigstens insofern, als zur Cystinverdrängung große HCN-Dosen erforderlich waren. Andererseits aber wurde eine Hemmung der Cystinoxydation schon durch solch geringe HCN-Mengen erzielt, daß eine beträchtliche Bedeckung der Kohlenoberflächen durch HCN und damit eine Cystinverdrängung nicht in Frage kommen konnte und an die Mitwirkung eines weiteren Faktors gedacht werden mußte. Diesen sieht der Verf. in dem Schwermetallgehalt der Blutkohle gemäß seinen früheren Befunden an lebenden Zellen und dem folgenden Modellversuche gegeben: er stellte sich aus Benzoesäure eine Kohle her, die nur 0,27 Milliontel Fe pro Gramm, d. h. etwa 20mal weniger Fe als die daraufhin untersuchte Merckschen Blutkohle enthielt und gegenüber Blutkohle tatsächlich eine Verringerung der Oxydation adsorbierten Cystins auf etwa ein Drittel bedingte; die etwas geringere Cystinadsorption an die Benzoesäurekohle ist dabei belanglos. Wurde jedoch die Benzoesäurekohle mit Metallsalzen geglüht, so wurde auch die Oxydationsgeschwindigkeit adsorbierten Cystins erhöht und zwar am stärksten nach Glühen mit Eisensalz (um das 2—3fache), während eine Metallsalz-

anreicherung durch Adsorption keine Erhöhung der sauerstoffübertragenden Wirkung der Benzoesäurekohle bewirkte.

Diese Befunde erklärt der Verf. wie folgt: Die Kohleoberfläche stellt ein Mosaik schwermetallhaltiger und schwermetallfreier Bezirke dar, in dem die schwermetallfreien bei weitem überwiegen: hierbei muß das Schwermetall in einer besonderen, noch unbestimmten Form vorliegen. Während die Aminosäuren, Narkotika usw. an beiden Bezirken gebunden werden, wird die Blausäure vorwiegend, dank ihrer Affinität zu den Schwermetallen, an den metallhaltigen Bezirken gebunden. Da nun die Aminosäuren nur an den weniger häufigen metallhaltigen Bezirken verbrennen, genügen trotz des geringen Molekularvolumens kleine HCN-Mengen zur Hemmung der Cystinoxidation.

Für die Theorie der Zellatmung ergibt sich hieraus die Folgerung, daß die Atmung als ein kapillarchemischer Vorgang aufzufassen ist, der an den eisenhaltigen Oberflächen der festen Zellbestandteile abläuft; die Atmung ist also eine Eisenkatalyse.

Das allgemeine Ergebnis der wertvollen Untersuchung kann der Verf. mit Recht in die Worte zusammenfassen, daß damit die Zellatmung zwar nicht physikalisch erklärt ist, jedoch zurückgeführt wird auf Phänomene der unbelebten Welt. Der Referent sieht darüber hinaus in der Arbeit einen Wegweiser für die Forschung nach dem Wesen der Enzyme.

Kurt Noack.

### **Zwikker, Lynst J. J.,** L'action des enzymes amylolytiques sur les grains d'amidon naturels, et la structure colloïdale de l'amidon.

Rec. trav. bot. Néerlandais. 1921. 18, 1—102.

Die sehr verdienstliche Arbeit befaßt sich mit der Struktur der Stärkekörner von den verschiedensten experimentellen Gesichtspunkten aus und ist vor allem dadurch bemerkenswert, daß vier verschiedene Stärkearten, Kartoffel-, Canna-, Tulpen- und Weizenstärke, also Stärkekörner, die sich schon durch die Deutlichkeit der Schichtung z. T. stark unterscheiden, vergleichend untersucht werden. Die etwas unübersichtlich zusammengestellten Versuche und Erörterungen beziehen sich im wesentlichen auf die Verschiedenheit der vier Stärkearten im Verhalten gegen Diastase und auf die Ursache der Schichtung. Als Grundlage für die Untersuchung nimmt Verf. die Ansicht von Maquenne an, wonach die Stärke aus zwei Substanzen, Amylose und Amylopektin, bestehen soll; das Amylopektin wird hierbei gemäß der Anschauung von Sames als Amylophosphorsäureäther betrachtet, jedoch mit der

Modifikation, daß die wesentlichen Eigenschaften dieser Substanz von ihrer Bindung an bestimmte Kationen abhängen.

#### 1. Diastasewirkung und Amylosegehalt.

Über die Angreifbarkeit der verschiedenen Stärkekörnerarten durch Diastase liegen bis jetzt einander widersprechende Untersuchungen vor. Verf. zeigt nun, daß Verschiedenheiten in diesem Sinne tatsächlich bestehen, jedoch nicht auf das Vorhandensein und die Beschaffenheit einer besonderen äußeren Schicht zurückzuführen sind, sondern in einer Verschiedenheit des Gehalts an hochdispersem Kohlehydrat, das er mit der Amylose identifiziert, beruhen. Diese Substanz wird von intakten Stärkekörnern auch nach monatelangem Aufenthalt im Dialysator nicht abgegeben, wohl aber sehr rasch nach mechanischer Zerstörung der Körner, die der Verf. durch vorsichtiges Zerreiben der gereinigten und angefeuchteten Körner zwischen Glas bewerkstelligte; hierbei wurde besonders darauf geachtet, daß nicht eine wegen der Reibungswärme an sich denkbare Verkleisterung eintrat. Nach dem Zerreiben wurden die einzelnen Stärkesorten mit Wasser versetzt so, daß der Gesamtstärkegehalt der Mischung 5% betrug; nach dem Absetzen der beschädigten Körner und auch äußerer Körnerschichten zeigte die überstehende Flüssigkeit opakes Aussehen und veränderte sich weder durch Zentrifugieren noch durch Papierfiltration. Jedoch konnte nun mittels Ultrafiltration durch besonders angefertigte Kollodiumfilter aus diesen Lösungen eine hochdisperse, als Amylose bezeichnete Substanz abgetrennt werden, die in ihren Mengenverhältnissen bei den einzelnen Stärkesorten bemerkenswerte Unterschiede aufwies:

Kartoffelstärke 0,07%, Cannastärke 0,21%, Tulpenstärke 0,30%, Weizenstärke 0,50%.

Dieser Stufenleiter des Amylosegehalts läuft nun der Unterschied im Verhalten gegen Diastase parallel; es werden intakte Weizenstärkekörner ungefähr zehnmal rascher fermentativ zersetzt als intakte Kartoffelstärkekörner, während Canna- und Tulpenstärke in der Mitte stehen. Hieraus folgt, daß die Angreifbarkeit der verschiedenen Stärkekörner um so größer ist, je höher ihr Amylosegehalt. Ein weiterer Beweis hierfür ist darin gegeben, daß das Ultrafiltrat von Weizenstärke mit einem Gehalt von 0,3% Amylose durch Diastase weit rascher zersetzt wurde als ein 0,3proz. Weizenstärkekleister.

Es war nun zu untersuchen, wie sich diese Erklärung mit der Tatsache vereinen läßt, daß die verschiedenen Stärkearten in verkleistertem Zustand gleichmäßig rasch von Diastase angegriffen werden. Tatsächlich zeigte sich, daß der Unterschied im Amylosegehalt der Ultrafiltrate verschwindet, wenn die Stärkearten vor der Ultrafiltration verkleistert



werden: 1 proz. Kleister ergaben im Ultrafiltrat einen Amylosegehalt, der bei Kartoffel-, Canna-, Weizenstärke gleichermaßen je 0,04 %, bei der Tulpenstärke 0,06 % betrug. Verf. vergleicht nun diese Reihe unter sich und setzt sie in Parallele mit den an frischen Stärkekörnern gewonnenen Resultaten, woraus er schließt, daß z. B. die Weizenstärke durch das Aufkochen ihrer hochdispersen Substanz verlustig ging. Er verallgemeinert nun diese Tatsache für sämtliche untersuchten Stärkearten. Dagegen möchte der Verf. ein Bedenken äußern, da die Verhältnisse sich z. T. verschieben, wenn nicht die obige Reihe unter sich verglichen wird, sondern zunächst eine Umrechnung auf den Gehalt der Ultrafiltrate aus den 5 proz. Aufschwemmungen frischer Stärkekörner vorgenommen wird. Für den Amylosegehalt der Ultrafiltrate aus den 1 proz. Kleistern ergaben sich dann folgende Werte:

Kartoffel 0,2 %, Canna 0,2 %, Tulpe 0,3 %, Weizen 0,2 %.

Der Vergleich dieser Zahlen mit den Ergebnissen aus den Versuchen mit frischen Stärkekörnern ergibt nun, daß die Behauptung des Verf.s nur für Weizenstärke, und zwar in abgeschwächtem Maße gilt, während bei Tulpen- und Cannastärke keine Veränderung des Gehalts an hochdispersen Substanz durch das Kochen eingetreten ist und bei der Kartoffelstärke sogar eine starke Zunahme zu verzeichnen ist. Durch diesen Einwand wird jedoch das Wesentliche an dem Resultat des Verf. nicht beeinflußt.

## 2. Diastasewirkung und Amylopektingehalt.

Aus den weiteren Untersuchungen des Verf.s wird zweckmäßigerweise zunächst die Frage nach der Beziehung zwischen Diastasewirkung und Amylopektingehalt herausgeschält. Als Arbeitshypothese nimmt der Verf. dabei die durch Timberlakes Untersuchungen an Hydrodiktyon gestützte Anschauung auf, daß der Leukoplast ohne sekundäre Einflüsse ein homogenes Stärkekorn erzeugen würde, das vollständig oder teilweise aus leicht löslicher Substanz bestehen würde. Diese sekundären Einflüsse sieht er in der Einwirkung der Elektrolyte gegeben und untersucht u. a. den  $\text{PO}_4$ -Gehalt der vier Stärkearten. Unter der Voraussetzung, daß die Gesamtheit der in der Asche gefundenen  $\text{PO}_4$ -Ionen organisch gebunden sind in der Form von Amylopektin von der Formel:  $(\text{C}_6\text{H}_{10}\text{O}_5)_{62}\text{PO}_4\text{H}_2$ , ergibt sich für die vier Stärkearten folgender Amylopektingehalt:

Kartoffel 20 %, Canna 20 %, Weizen 10 %, Tulpe 3,7 %.

Aus dem früher Gesagten ergibt sich hieraus, daß der Grad der Diastaseeinwirkung nicht vom Amylopektingehalt abhängt.

## 3. Viskosität des Kleisters und Amylopektin.

Versuche mit dem Ostwaldschen Viskosimeter zeigten, daß die Viskosität der einzelnen Kleisterarten verschieden ist; jedoch besteht



keine enge Beziehung zwischen Viskosität und Amylopektiningehalt; andererseits glaubt Verf. eine solche annehmen zu können zwischen Viskosität und Art des Kations, das mit dem Amylopektin in Bindung steht. Aus den obengenannten Aschenanalysen ergab sich nämlich, daß die Stärke von Canna und Tulpe Kalzium und Kalium enthält, während Kartoffelstärke nur Kalium und Weizenstärke nur Kalzium führt. Unter der Voraussetzung nun, daß diese Kationen an das Amylopektin (Amylophosphorsäure) gebunden sind, hält es Verf. für möglich, daß die relativ hohe Viskosität des Kartoffelstärkekleisters durch das amylophosphorsaure Kalium bedingt ist, während umgekehrt das Ca-Salz der Amylophosphorsäure eine geringere Viskosität besitzt. Für diese Ansicht bringt der Verf. seinem interessanten Beleg bei: Kartoffelstärkekleister, dessen Viskosität zu 3,2 bestimmt worden war, wurde mit einer berechneten, zur Bildung des amylophosphorsauren Kalziums notwendigen Menge  $\text{CaCl}_2$ , versetzt, und zwar derart, daß die Viskosität nicht durch das  $\text{CaCl}_2$  als solches beeinflußt werden konnte. Das Gemisch wurde einen Augenblick aufgekocht und zeigte hierauf einen plötzlichen Abfall der Viskosität auf 2,3. Hier wäre freilich ein Kontrollversuch betr. des Einflusses der Erhitzung zu wünschen unbeschadet der Tatsache, daß aus hier nicht mitgeteilten Versuchen des Verf.s ein solcher Einfluß nicht anzunehmen ist; die eben genannten Versuche bezogen sich nur auf den Einfluß länger dauernder Erhitzung auf die Viskosität.

#### 4. Diastasewirkung und Amylopektinsalze.

Auf Grund der unter 3 beschriebenen Verhältnisse scheint es nun tatsächlich berechtigt, den Grund der verschiedenen Angreifbarkeit der vier Stärkearten durch Diastase in den Verschiedenheiten ihrer Kationen zu suchen, sofern man dem Verf. in der Anschauung beipflichtet, daß die gegenüber dem Kaliumsalz geringere Viskosität des amylophosphorsauren Kalziums sich im intakten Stärkekorn in einer lockereren Lagerung der »Mizellen« äußert und dadurch eine Begünstigung der Diastasewirkung eintritt, während andererseits das Kaliumsalz in stark agglutiniertem Zustand im Korn vorhanden ist. Es würde sich dadurch jedenfalls erklären, daß die nur Kalzium enthaltenden Weizenstärkekörner sehr leicht von Diastase angegriffen werden, während die nur Kalium enthaltenden Kartoffelstärkekörner sehr langsam der Diastasewirkung unterliegen und die Kalium und Kalzium enthaltenden Stärkekörner von Tulpe und Canna in der Mitte zwischen diesen Extremen stehen.

#### 5. Ursache und Entstehung der Schichtung in Stärkekörnern.

Die unter 4 erwähnten Umstände lassen auch einen Rückschluß auf das Wesen der Körnerschichtung zu, indem offenbar eine deutliche Schichtung von dem Vorhandensein des amylophosphorsauren Kaliums abhängen kann, wie sich aus dem Gegensatz zwischen Kartoffel- und Weizenstärke ergibt.

Für die Frage nach der Ursache der Schichtung ist bis jetzt keine sichere Unterlage vorhanden; diese ergibt sich jedoch, wenn zunächst die schon viel diskutierte Frage nach einer besonderen Außenschicht der Stärkekörner wieder aufgenommen wird, obwohl, soweit die Diastasewirkung betrachtet wird, sich schon aus den obigen Betrachtungen keine Nötigung für die Annahme ihrer Existenz ergibt. Die auf Färbungsergebnissen gegründeten Annahmen einer Außenschicht verwirft der Verf., hält es jedoch an sich für denkbar, daß die bei vorsichtiger Verkleisterung auftretenden Blasen einen Beweis für das Vorhandensein einer besonderen Außenschicht abgeben könnten. Er knüpft dabei an eine schon von Nägeli gemachte Beobachtung an, um sie beträchtlich weiterzuführen, und erklärt den Vorgang der Blasenbildung auf Grund mikroskopischer Beobachtung folgendermaßen: Bei der Verkleisterung heben sich die äußeren Schichten des Stärkekorns ganz oder teilweise von den inneren Partien ab, so daß ein Vakuum entsteht, in das die verkleisternde Flüssigkeit eingesogen wird. Hierbei werden die dispersen Bestandteile ausgewaschen, und es entsteht am Ende der Verkleisterung eine Wand, die nur aus den schwerlöslichen, agglutinierten Bestandteilen aller resistenten Schichten des ursprünglichen Korns, d. h. aus Amylopektinsalzen besteht. Infolgedessen untersucht der Verf. weiterhin an Kartoffelstärke, ob diese Blasenwände, die er mittels eines besonderen Präzipitationsverfahrens abscheiden konnte, einen besonders hohen  $\text{PO}_4$ -Gehalt aufweisen. Wenn sich dabei nun auch herausstellte, daß der  $\text{PO}_4$ -Gehalt um ca. 50% höher ist als er dem Gehalt der intakten Körner entspricht, so hält der Verf. diese Differenz nicht für ausreichend, um die ganz besonderen Eigenschaften der Blasenwände zu erklären. Vielleicht wäre hier eine Kaliumbestimmung am Platze gewesen, da die Wände ja wohl vornehmlich aus dem agglutinierten Ka-Salz der Amylophosphorsäure bestehen müßten; außerdem vermißt der Referent einen Vergleichsversuch mit Weizenstärke.

Jedenfalls glaubt der Verf. aus diesen Resultaten einen Rückschluß auf das Wesen der Körnerschichtung ziehen zu können und nimmt an, daß die Schichtung<sup>1</sup> im allgemeinen von einer zonalen Verteilung des Kaliums und Kalziums abhängt. Freilich läßt der Verf. hierbei

<sup>1</sup>) Im Original steht an der betr. Stelle (S. 78) „l'agglutination“, was wohl ein Versehen ist.

unberücksichtigt, daß die stark geschichtete Kartoffelstärke, die ihm in vorliegenden Fällen als Grundlage dient, nach seinen eigenen Analysen nur Kalium enthält.

Über die Entstehung der Stärkekörner macht sich der Verf. nun folgendes Bild: Der Leukoplast sezerniert eine konzentrierte, kolloidale Lösung von Amylose und Amylophosphorsäure; nun verringert nach Angaben in der Literatur Stärke die Oberflächenspannung des Wassers, so daß während einer vorübergehenden Unterbrechung der Leukoplastentätigkeit auf Grund des Gibbschen Theorems zunächst eine Anhäufung der am stärksten oberflächenaktiven Komponenten (z. B. des Kaliumsalzes der Amylophosphorsäure) an der Oberfläche erfolgt und von einer Abscheidung dieser Substanz begleitet ist. Bei Wiederaufnahme der Leukoplastentätigkeit bleibt nun diese Schicht unverändert und das Spiel wiederholt sich von neuem. Wenn das Kalziumsalz der Amylophosphorsäure als weniger oberflächenaktiv betrachtet wird, ergibt sich eine ungezwungene Erklärung für die Undeutlichkeit der Schichtung des nur Kalzium enthaltenden Weizenstärkekorns.

#### 6. Färbbarkeit der Stärke.

Aus einem Schlußabschnitt über die Färbbarkeit der Stärkekörner mögen hier zwei wichtigere Punkte herausgegriffen werden. Kongorot zeigt gegenüber Kartoffelstärke die Erscheinung der negativen Adsorption, wobei die Lösung nachdunkelt; ohne daß bei Verdünnen der Lösung die ursprüngliche Färbung wieder erscheint; diese Lösung war bräunlich gefärbt. Erst nach Alkalizusatz wird die ursprüngliche Farbe wiederhergestellt, während andererseits Säurezusatz zu Kongorot einen Umschlag in den braunen Farbton bedingt. Da nun Verf. auf Grund eines darauf gerichteten Versuchs die Ausscheidung von Säure aus der Stärke verneinen kann, ist er wohl berechtigt, die Farbänderung des Kongorots in Gegenwart von Stärke auf den Donnaneeffekt zurückzuführen, derart, daß die Schichten der Stärke eine Membranhydrolyse des Kongorots und damit seine Verfärbung bedingen.

Eine zweite Feststellung des Verf.s hat praktische Konsequenzen, da sie sich auf die zur Stärkebestimmung benutzte Fällung der Stärke durch Tannin bezieht. Das Ergebnis ist, daß die Tanninfällung nur in Gegenwart von Kalzium vor sich geht; die gereinigte, kalziumfreie Kartoffelstärke wird im Gegensatz zu der kalziumhaltigen Weizenstärke von Tannin nicht gefällt, jedoch genügt ein geringer  $\text{CaCl}_2$ -Zusatz, um auch die Kartoffelstärke durch Tannin zur Fällung zu bringen.

Die Arbeit bringt noch eine Reihe anderer bemerkenswerter Tatsachen und zeigt, daß, trotz des Mangels an sicheren stofflichen Grundlagen, die biochemische Untersuchung des Stärkeaufbaus und -abbaus



ein dankbares, zu wenig bearbeitetes Gebiet darstellt, in das jedoch künftig die präparativ-chemischen, vom Verf. nicht berücksichtigten Untersuchungen Karrers mit einbezogen werden müssen.

Kurt Noack.

## **Boas, Fr., Untersuchungen über Säurewirkung und Bildung löslicher Stärke bei Schimmelpilzen. II. Teil.**

Centralbl. f. Bakt. Abt. II. 1922. 56, 7—11.

Verf. gibt zunächst seine frühere Anschauung auf, wonach die Bildung löslicher Stärke durch *Aspergillus niger* auf einem extrazellulären Enzymvorgang beruht und teilt die von Lappalainen begründete Auffassung, daß es sich um Kohlehydrate handle, die unter gewissen Kulturbedingungen aus Membransubstanzen gebildet und in die Nährlösung abgegeben werden. Die vorliegende Arbeit geht aus von der Tatsache, daß *A. niger* auf verschiedenen Zuckerarten ungleich zur Bildung löslicher Stärke befähigt ist und behandelt die Frage, ob ein Zusammenhang besteht zwischen dem in diesen verschiedenen Zuckermedien nach gleichen Kulturzeiten auftretenden, verschiedenen Säuregrad und der Bildung löslicher Stärke. Da Verf. das Auftreten dieser letzteren nur in vollkommen diastasefreiem Substrat für möglich hält, erstreckt sich die Fragestellung gleichzeitig auf die Beziehung zwischen H-Ionenkonzentration und Diastasebildung.

Die angegebenen Zahlen (gleichalterige Kulturen?) lassen erkennen, daß bei Saccharose und Lävulose die Diastasebildung bereits bei niedrigerer H-Ionenkonzentration unterbunden wird (positive Stärke-reaktion) als bei Maltose, Dextrose und Galaktose. Die Konidienbildung scheint mit der Anwesenheit von Diastase verbunden zu sein, doch ist die Erklärung des Verf.s, daß die Konidienbildung durch Anwesenheit von Diastase »erleichtert« wird, weil diese »zum normalen Stoffwechsel von *A. niger* gehört«, nicht überzeugend; gerade nichtoptimale Bedingungen begünstigen in der Regel die Fruktifikation. — *A. oryzae* bildet zum Unterschied von *A. niger* lösliche Stärke auf Maltose, nicht aber auf Lävulose. Das Fehlen auf Lävulose ist indessen nicht eine Folge der Anwesenheit von Diastase, denn auch die Diastaseprobe des Myzels — wie diese ausgeführt wurde, ist der in bezug auf methodische Angaben äußerst kurz gehaltenen Arbeit nicht zu entnehmen — verläuft negativ. Die Abwesenheit von löslicher Stärke kann mithin auch durch andere Faktoren als durch die Anwesenheit von Diastase bedingt sein. Leider gibt Verf. weder Hinweis noch Erklärung für den Widerspruch, der in seiner letzten Tabelle (Maltosekultur von *A. oryzae* am 6. Tage) daraus entsteht, daß sowohl Diastaseprobe des Myzels als Jodreaktion



auf lösliche Stärke positiv verlaufen. Mit der vorausgesetzten, großen Diastaseempfindlichkeit und der der Arbeit zugrundeliegenden Auffassung, daß lösliche Stärke nur in Abwesenheit von Diastase auftreten könne, läßt dieser Befund sich nicht ohne weiteres vereinbaren.

O. Flieg.

**Stoklasa, J.,** Über die Verbreitung des Aluminiums in der Natur und seine Bedeutung beim Bau und Betriebsstoffwechsel der Pflanzen.

Jena. 1922. X + 500 S. 28 Abb. i. Text.

Der Verf. legt Versuchsergebnisse vor, die in 40jähriger Arbeit unter Mitwirkung zahlreicher Mitarbeiter erstanden sind, und sucht in etwas weitläufiger, oft zu Wiederholung neigender Form den Beweis für die Notwendigkeit des Aluminiums für die Pflanze zu bringen. Die Untersuchungen sind auf breiter Basis angelegt und berücksichtigen eine außerordentlich große Zahl von Pflanzen unter der richtigen Voraussetzung, daß die allgemein üblichen Versuchspflanzen als alte Kulturpflanzen nur beschränkten Einblick in die Lebensvorgänge gestatten.

1. Aschenanalysen.

Die Nötigung zur Vornahme neuer Aschenanalysen ergab sich aus den Widersprüchen, die sich in der Literatur betr. des Al-Gehaltes der Pflanzen vorfinden. Das Ergebnis ist folgendes: Die biologischen Gruppen der Hygrophyten, der Xerophyten usw. verhalten sich im Al-Gehalt verschieden, der Al-Gehalt der 72 untersuchten Hygrophyten und Hygrophyten lag bei den Pflanzen mit geringster Al-Menge immer noch höher als der höchste Al-Gehalt der Xerophyten und Mesophyten; eine Mittelstellung nehmen die Halophyten ein. Auch die Lokalisation des Al in den Pflanzen ist bei den einzelnen Gruppen verschiedenartig; während bei den Xerophyten das Al vornehmlich in den oberirdischen Teilen sich befindet, ist es bei den Mesophyten und Hygrophyten hauptsächlich in den unterirdischen Sproßteilen angesammelt. Interessant ist, daß der Al-Gehalt der Mesophyten von der Bodenfeuchtigkeit abhängt, derart, daß in den Wurzeln einer Art um so mehr Al gespeichert wird, je feuchter das Substrat und daß, soweit die Al-Verteilung in der ganzen Pflanze in Frage kommt, die Mesophyten, die auf trockenem Boden wachsen, dem Xerophyten-typus folgen.

2. Der Einfluß des Al auf Keimung und Entwicklung.

Al in Form von  $\text{AlCl}_3$  wirkte in Konzentration von 0,0001 bis 0,0005 g-Atomen keimungsbefördernd auf Weizen, Erbsen u. a., während

Mn, als Manganchlorid geboten, die Keimfähigkeit in diesen Konzentrationen weniger günstig beeinflusste, jedoch in höheren Konzentrationen auf die Bildung neuer Pflanzenmasse günstiger wirkt als  $\text{AlCl}_3$  von gleicher Konzentration.

Wichtig ist der Befund, daß Manganchlorid in für die Keimung schädlich hoher Konzentration, von geringen Al-mengen entgiftet wird.

Kulturversuche mit zahlreichen Xerophyten und Hydrophyten in Nährlösungen ergaben, daß in Übereinstimmung mit den Aschenanalysen die Xerophyten gegen Al weit empfindlicher sind als die Pflanzen feuchterer Standorte. Auch bei derartigen Versuchen zeigt das Al eine entgiftende Wirkung gegenüber Mn und auch Fe, während sich Fe und Mn gegenseitig nicht entgiften. Die Entgiftung ist besonders stark, wenn die beiden Antagonisten gleiche Anionen aufweisen, eine Tatsache, die der Verf. darauf zurückführt, daß zwei Elektrolyte mit einem gemeinsamen Ion ihren Dissoziationsgrad gegenseitig herabdrücken, wie er überhaupt auf Grund eigener Leitfähigkeitsmessungen einen gewissen Parallelismus zwischen Ionisation und physiologischer Wirkung bei den von ihm untersuchten Salzlösungen findet.

### 3. Die Aufnahme von Al-, Fe- und Mn-salzen durch die Wurzeln.

Die besprochenen Ergebnisse wurden noch vertieft durch Bestimmung der Al- usw. -mengen, die vom Wurzelsystem in Nährlösung aufgenommen wurden. Es zeigte sich, daß bei Einhaltung bestimmter Konzentrationsbedingungen das Aluminium die Aufnahme von Fe und Mn verringert. Hiermit bringt der Verf. einige Befunde an natürlichen Standorten in Beziehung; so ist in den eisenreichen Mooren bei Franzensbad die Vegetation nur dort stärker entwickelt, wo das Moor eine Ton- oder Kaolinunterlage hat.

### 4. Die Unentbehrlichkeit des Aluminiums für bestimmte Pflanzen.

Die hier zu beschreibenden Versuche stellen wohl den wichtigsten Teil der Arbeit dar. Verf. kultivierte eine Reihe von Hydro-Hygro- und Mesophyten in einem Gemisch von 80% Quarzsand und 20% Torf, — beide Komponenten waren mit HCl ausgewaschen —, unter Zusatz von Al-freier und Al-haltiger Nährlösung und fand besonders bei Pflanzen feuchter Standorte z. T. beträchtliche Unterschiede in der Entwicklung: *Juncus effusus*, *Scirpus silvaticus*, *Carex riparia*, *Rumex acetosella*, *Myosotis palustris*, *Ranunculus fluitans*, *Aspidium Filix mas* konnten sich ohne Aluminium nur schlecht entwickeln, zeigten dabei ein starkes Defizit in der Trockensubstanz gegenüber den Kontrollpflanzen und gingen früher oder später (nach ca. 3—8 Wochen) zugrunde.

### 5. Die für die Aufnahme günstigste Form des Aluminiums.

Versuche mit *Symphytum officinale*, *Glyceria aquatica*, *Caltha palustris* ergaben, daß die Bildung neuer Pflanzenmasse vor allem durch organisch gebundenes Aluminium, in der Form von Al-Humat begünstigt wird.

Außer den bisher beschriebenen, durch ein ausgiebiges Zahlenmaterial belegten Ergebnissen findet sich in dem umfangreichen Werke noch eine Reihe anderer beachtenswerter Befunde, die jedoch zumeist noch keine exakte experimentelle Durcharbeitung erfahren haben, und damit mag es zusammenhängen, daß der Verf. in diesen Teilen des Werks der theoretischen Kombination einen zu großen Spielraum gewährt hat.

Auf keinen Fall kann sich der Referent mit den Worten des Verf.s in der Vorrede einverstanden erklären, daß er das Studienmaterial über die Funktion des Aluminiums in der Pflanze ziemlich erschöpft habe, sondern glaubt im Gegenteil, daß der Verf. hier ein neues Arbeitsgebiet erschlossen hat, das unbeschadet der Untersuchung von Szücs nach der zellphysiologischen Seite hin und wohl auch nach derjenigen der angewandten Botanik eine Möglichkeit aussichtsreicher Bearbeitung bietet. Aus diesem Grunde ist dem vom Verlag vorzüglich ausgestatteten Werk eine Verbreitung über die nur wissenschaftlich-botanisch interessierten Kreise hinaus durchaus zu wünschen.

Kurt Noack.

## **Knoll, Fritz, Insekten und Blumen. Experimentelle Arbeiten zur Vertiefung unserer Kenntnisse über die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Tieren.**

Heft 1: I. Zeitgemäße Ziele und Methoden für das Studium der ökologischen Wechselbeziehungen. II. *Bombylius fuliginosus* und die Farbe der Blumen. Abhandl. d. zool.-bot. Ges. in Wien. 12. Heft 1. Wien. 1921. Mit 6 Taf., 23 Textfig. u. 3 Proben farbiger Papiere.

Die seit 7 Jahren durchgeführten experimentellen Untersuchungen des Verf.s, von denen hier der erste Teil veröffentlicht wird, verfolgen den Zweck, »die Blütenökologie von einem Teil jener Oberflächlichkeiten zu säubern, die aus Ungenauigkeit in der Beobachtung und oft allzu begeistertem Vergleichen mit menschlichen Bedürfnissen und Lebensgewohnheiten in das Arbeitsgebiet hineingetragen worden sind«.

Im I. Abschnitt (S. 3—16) setzt sich der Verf. mit der teleologischen Betrachtungsweise auseinander, die er aus der biologischen Forschung ganz ausgeschaltet wissen will, präzisiert die Aufgaben der Ökologie gegenüber denen der Physiologie, und stellt den Wert des Experimentes neben der unmittelbaren Beobachtung fest. Bei der Untersuchung der

Wechselbeziehungen zwischen Tieren und Pflanzen soll die Frage nach dem Nutzen für beide Teile überhaupt nicht gestellt werden, sondern nur die, wie das Tier auf die Pflanze wirkt und umgekehrt, und wie die beiderseitigen Wirkungen sich ineinander fügen, wie sie das Bild des gemeinsamen Lebensbetriebes beeinflussen. In der Blütenökologie handelt es sich heute zunächst darum, durch die physiologische Untersuchung des Sinneslebens der Blütenbesucher die Lücke wieder auszufüllen, die durch die Verwerfung der früher üblichen anthropomorphistischen Betrachtungsweise bloßgelegt worden ist.

Der II. Abschnitt (S. 17—119) beginnt mit einer genauen Schilderung der beiden hauptsächlichsten Versuchsobjekte, des zu den höchst spezialisierten Dipteren gehörenden, sich nur von Nektar nährenden Wollschwebers *Bombylius fuliginosus* Wied. und der Traubenhyaazinthe *Muscari racemosum* Lam. et DC., deren gegenseitige Beziehungen im südlichen Dalmatien an mit besonderer Sorgfalt ausgewählten Plätzen im Freien untersucht wurden. Mit unzweifelhafter Sicherheit ließ sich durch Beobachtung der Insektenbesuche und der Windrichtung feststellen, daß die *Muscari*-Blüten auf das Insekt eine optische Fernwirkung ausüben, daß dagegen zur Orientierung desselben beim Flug von Blume zu Blume der Blütenduft vollkommen unnötig ist. Mit Hilfe ausgelegter farbiger Papierstücke wurde gezeigt, daß der *Bombylius*, von den dunkelblauen Blüten von *Muscari* kommend, sich weder um graue und schwarze, noch um gelbe, grüne, rote oder braune Papiere kümmerte, wohl aber blaue und violette lebhaft anflieg, und zwar ohne Rücksicht auf die Gestalt und Größe der Papierstücke. Um die Wirkungen des Blütenduftes und der Blütenfarbe zu trennen, wurden über die Blütenstände an einem Ende offene, am andern geschlossene Glasröhrchen gestülpt, in die auch noch Röhrchen aus dunkelgelbem Glas oder Stücke von blauvioletttem Papier eingeschoben werden konnten. Dann wurde immer der mit Glas bedeckte Blütenstand, nie das den Duft entlassende Röhrchenende angefliegen, womit bewiesen ist, daß eine Fernwirkung des für den Menschen deutlich wahrnehmbaren Muskatduftes der Blüten auf *Bombylius* nicht vorhanden ist. Zugleich zeigten die Versuche, daß dieselben Strahlenarten, die für unser Auge die gewöhnliche Bildwirkung ergeben, die Blütenstände auch für die Facettenaugen des *Bombylius* ausreichend sichtbar erscheinen lassen. Verhüllung der Blütenstände mit gelben Glasröhrchen bewirkte, daß sie von den Insekten nicht mehr beachtet wurden. Es wurden nun weiter nach der von v. Frisch angewendeten Methode an den mit *Muscari* bestandenen Flugplätzen des *Bombylius* Farbentafeln mit 15 grauen Papieren von verschiedener Helligkeit und 1 Blauviolett-



papier ausgelegt: nur das letztere erhielt wohlgezielte Anflüge, aber keines der grauen wurde besucht; also wirkt in der Tat die Farbe, nicht die Helligkeit der Papiere auf das Insekt, und diesem muß ein eignes Farbenunterscheidungsvermögen zukommen. Auch die ebenfalls von v. Frisch ersonnene Grauröhrchenmethode lieferte dasselbe Ergebnis. Während für die Fernwirkung der Blütenduft gar keine Rolle spielt, erkennt *Bombylius* die den unteren Teil der Blütenstände bildenden Honigblüten in der Nähe an ihrem Muskatduft, wie durch sinnreiche Versuche nachgewiesen wurde, in zweiter Linie vielleicht auch an den hellen Rändern der Perigonzipfel am Blüteneingang.

Von den an den Versuchsplätzen blühenden Blumen wurden neben dem hauptsächlich besuchten *Muscari* durch *Bombylius*, ohne Rücksicht auf ihre Form und Helligkeit, auch noch die nicht gelben Blumen befliegen. Grüne Pflanzenteile und gelbe Blüten — das waren zugleich solche, die dem Insekt keine Nahrung boten, wie Papilionaceen und Pollenblumen — wurden nicht beachtet, ebenso wenig Mohnrot, d. h. gelb getöntes Rot. Dieses wurde sehr wohl von blau getöntem Rot unterschieden, dem Besuche zuteil wurden. Im allgemeinen wurden also durch *Bombylius fuliginosus* einerseits die hellsten (für uns weißen) Blumen, andererseits auch die weniger hellen befliegen, wenn nur ihr Farbenton der Blaugruppe, den sog. »kalten Farben« angehörte.

Von großem Interesse ist das Verhalten von *B. fuliginosus* und einigen anderen Insekten gegenüber *Muscari comosum*, dessen Blütenstände an der Spitze einen Schopf langgestielter unfuchtbarer Blüten von hellvioletter Farbe und darunter gelbbraune Honigblüten tragen. Die an Blau gebundenen Exemplare von *B. fuliginosus* flogen nur an dem blauen Schopf an, fanden dann aber die darunter stehenden Honigblüten nicht auf, und gerade so verhielten sich Honigbienen, die an das Blau von *Echium vulgare* gebunden waren. Eine andere *Bombylius*-Art dagegen, *B. medius* L., die auch Pollenblumen neben Nektarblumen besucht, beflug vor allem die Honigblumen von *Muscari comosum*, indem sie am Schopf der blauen Blüten anflug und sich von ihnen sogleich, und zwar nicht durch den Duft, sondern durch die optische Wirkung geleitet, zu den braunen Honigblumen wandte und sie ausbeutete; es ging hier die optische Fernwirkung von dem verhältnismäßig satten Violett, die optische Nahwirkung von dem weit weniger gesättigten Gelb und Braun aus. Wie wenig *Bombylius fuliginosus* auf Blütenduft und gelbe Farbe reagiert, ging aus Versuchen hervor, bei denen die stark duftenden Blütenstände von *Bunias erucago* verwendet wurden: sie wurden

von dem Insekt gar nicht beachtet, wohl aber von ihm violette Papierblumen angefliegen, wenn solche in den Blütenständen angebracht worden waren.

Aus den Versuchen mit *Bombylius fuliginosus* ergibt sich in Übereinstimmung mit den Untersuchungen von v. Heß und v. Frisch, daß den bei Insekten und Wirbeltieren so verschieden gebauten Sehorganen auch eine teilweise voneinander verschiedene Ausbildung physiologisch gleicher Funktionen entspricht. Trotzdem darf ein Teil der Lehre von der ökologischen Bedeutung der Blumenfarben auch in die heutige Blütenökologie hinübergenommen werden, mit der Einschränkung, daß die von uns als rein rot und als blaugrün bezeichneten Gegenstände auf die bisher genauer untersuchten Insekten, Honigbiene und Wollschweber, keine anlockende Wirkung auszuüben vermögen.

Die Schilderung der sehr sinnreichen Versuche im Freien wirkt ungemein anregend, und unter den verwendeten Versuchsbehelfen verdienen die photographischen Stereoaufnahmen besonders hervorgehoben zu werden, die bisher für ähnliche Aufgaben noch nicht herangezogen worden sind und eine nachträgliche Kontrolle vieler Beobachtungen ermöglichen. Die ganze Arbeit ist als ein erheblicher Fortschritt im Ausbau der Blütenökologie warm zu begrüßen und erweckt den Wunsch nach einer baldigen Veröffentlichung der weiteren Untersuchungsergebnisse des Verf.s, die sich auf Schmetterlinge, Aas- und Fäzes-Insekten und Hautflügler beziehen und von ihm in Aussicht gestellt sind. Die Herausgabe wird durch die Unterstützung des österreichischen Bundesministeriums für Inneres und Unterricht ermöglicht. O. v. Kirchner.

## Neue Literatur.

### Allgemeines.

**Prahn, Herm.**, Pflanzennamen. Erklärung der latein. u. deutschen Namen der in Deutschland wild wachsenden und angebauten Pflanzen usw. 3. Aufl. Schnetter u. Lindemeyer, Berlin. 1922. 187 S.

### Zelle.

**Argaud, R.**, Sur la présence intra-nucleolaire du centrosome. (C. R. Acad. Sc. Paris. 1922. 174, 1078—1080. 2 Textfig.)

**Georgévitch, P.**, L'origine du centrosome et la formation du fuseau chez *Stylocaulon scoparium* (L.) Kütz. (Ebenda. 695—696.)

**Heitz, E.**, Untersuchungen über die Teilung der Chloroplasten nebst Beobachtungen über Zellgröße und Chromatophorengöße. J. H. E. Heitz, Straßburg. 1922. 31 S. mit Abb., 1 Taf.

**Overton, J. B.**, The Organization of the nuclei in the root tips of *Podophyllum peltatum*. (Transact. Wisconsin Acad. Sc., Arts & Letters. 1922. **20**, 275 bis 320. Pl. 7.)

**Weber, F.**, Reversible Viskositätserhöhung des lebenden Protoplasmas bei Narkose. (Ber. d. d. bot. Ges. 1922. **40**, 212—216.)

## Gewebe.

**Arber, A.**, Studies on Intrafascicular Cambium in Monocotyledons. V. With eight Figures in the Text. (Ann. of Bot. 1922. **36**, 251—255.)

**Priestley, J. H.**, Physiological Studies in Plant Anatomy. I. Introduction. (New Phytologist. 1922. **21**, 58—61.)

—, and **Armstead, J.**, Physiological Studies in Plant Anatomy. II. The physiological relation of surrounding tissue to the xylem and its contents. (Ebenda. 62—80.)

**Saunders, E. R.**, The Leaf-skin Theory of the stem: A Consideration of certain Anatomico-physiological Relations in the Spermatophyte Shoot. (Ann. of Bot. 1922. **36**, 135—166. 34 Textfig.)

**Teilefsen, M. A.**, The relation of age to size in certain root cells and in vein-islets of the leaves of *Salix nigra* Marsh. (Amer. Journ. of Bot. 1922. **9**, 121—139.)

## Morphologie.

**Hirmer, M.**, Zur Lösung des Problems der Blattstellungen. Jena. 1922. 109 S. 126 Textabb.

**Rimbach, A.**, Die Wurzelverkürzung bei den großen Monokotylenformen. (Ber. d. d. bot. Ges. 1922. **40**, 196—202.)

## Physiologie.

**Atkins, W. R. G.**, Some factors affecting the hydrogen ion concentration of the soil and its relation to plant distribution. (Proc. R. Dublin Soc. 1922. **16**, 369—413.)

—, The hydrogen ion concentration of plant cells. (Ebenda. 414—426.)

—, Note on the occurrence of the finger and toe disease of turnips in relation to the hydrogen ion concentration of the soil. (Ebenda. 427—434.)

**Baly, E. C. C.**, Photosynthesis. (Nature. 1922. **109**, 344—346.)

**Bertrand, G.**, et **Rosenblatt, Mme M.**, Sur la répartition du manganèse dans l'organisme des plantes supérieures. (Ann. Inst. Pasteur. 1922. **36**, 230—232.)

**Boas, Fr.**, Untersuchungen über die Mitwirkung der Lipide beim Stoffaustausch der pflanzlichen Zelle. II. Mitt. (Biochem. Zeitschr. 1922. **129**, 144—152.)

—, Untersuchungen über Säurewirkung und Bildung löslicher Stärke bei Schimmelpilzen. II. Teil. (Centralbl. f. Bakt. Abt. II. 1922. **56**, 7—11.)

**Brauner, L.**, Lichtkrümmung und Lichtwachstumsreaktion. (Zeitschr. f. Bot. 1922. **14**, 497—547. 6 Textabb., 9 Kurven.)

**Buch, H.**, Über den Photo- und Hydrotropismus der Lebermoospflanze. (Övers. Finsk. Vet. Soc. Förh. 1921. **64**, A, No. 2. 1—79. 2 Taf.)

**Funke, G. L.**, Onderzoekingen over de Vorming van Diastase door *Aspergillus niger* van Tiegh. M. Nijhoff, Haag. 1922. 77 S.

**Majima, R.**, and **Kuroda, C.**, On the colouring matter of *Lithospermum erythrorhizon*. (Acta Phytochimica. Tokyo. 1922. **1**, 43—65.)

**Malfitano, G.**, et **Catoire**, L'amylcellulose considérée comme composé d'acide silicique et d'amylase. (C. R. Acad. Sc. Paris. 1922. **174**, 1128—1130.)

**Miehe, H.**, Der Rhythmus im Leben der Pflanze. (Naturw. Wochenschr. 1922. **37**, 385—393.)

**Priestley, J. H.**, s. unter Gewebe.

- Pringsheim, H., und Goldstein, K.,** Die Beziehung der  $\alpha$ - und  $\beta$ -Polyamylosen zur Inhalts- und Hüllsubstanz des Stärkekorns. (Beiträge zur Chemie des Stärkekorns, VII. (Ber. d. d. chem. Ges. 1922. 55, 1446—1449.)
- , und **Dernikos, D.,** Weiteres über die Polyamylosen. (Beiträge zur Chemie der Stärke, VI.) (Ebenda. 1433—1445.)
- , und **Aronowsky, A.,** Über Inulin. (III. Mitteil.) (Ebenda. 1414—1425.)
- , und **Laßmann, M.,** Über Inulin und Glykogen. (II. Mitteil.) über Inulin. (Ebenda. 1409—1414.)
- , und **Persch, W.,** Über Methyl- und Acetylprodukte der »Polyamylosen«. (Beiträge zur Chemie der Stärke, V.) (Ebenda. 1425—1433.)
- Suessenguth, K.,** Untersuchungen über Variationsbewegungen von Blättern. G. Fischer, Jena. 1922. (III, 68 S.) 1 Textabb.
- Weber, F.,** s. unter Zelle.
- Wodziczko, A.,** Recherches sur le lieu de l'apparition des ferments oxydants chez les végétaux supérieures. (Poln.) Posen. 1921. 60 S.

### Fortpflanzung und Vererbung.

- Armstrong, S. F.,** The Mendelism inheritance of susceptibility and resistance of yellow rust (*Puccinia glumarum* Erikss. et Henn.) in wheat. (Journ. Agric. Science. 1922. 12, 57—96.)
- Bateson, W., and Gairdner, A. E.,** Male-sterility in flax, subject to two types of segregation. (Journ. of Genetics. 1921. 11, 269—276. 1 Taf.)
- Beer, R.,** Notes on the cytology and genetics of the genus *Fuchsia*. (Ebenda. 213—228. 3 Taf.)
- Bell, A. G.,** Kith and kin. (Journ. of Heredity. 1921. 12, 364—365.)
- Benedict, R. C.,** The origin of new varieties of *Nephrolepis* by orthogenetic saltation II. Regressive variation or reversion from the primary and secondary sports of *bostoniensis*. (Amer. Journ. of Bot. 1922. 9, 140—157. Pl. 5—10.)
- Fritsch, K.,** Ist *Cardamine bulbifera* als Abkömmling eines Bastardes aufzufassen? (Ber. d. d. bot. Ges. 1922. 40, 193—196.)
- Gardner, M. W., and Kendrick, S. B.,** Overwintering of Tomato Mosaic. (Bot. Gazette. 1922. 73, 469—485. 1 Taf.)
- Ikeno, S.,** On Hybridization of some Species of *Salix*. II. (Ann. of Bot. 1922. 36, 175—191.)
- , Studies on the Genetics of Flower-Colours in *Portulaca grandiflora*. (Journ. College Agricult. I. Univ. Tokyo. 1921. 8 [Nr. 1], 93—133. Pl. II.)
- Lindhard, E.,** Zur Genetik des Weizens. Eine Untersuchung über die Nachkommenschaft eines im Kolbenweizen aufgetretenen Speltoidmutanten. (Hereditas. 1922. 3, 1—90. 9 Fig.)
- Mitscherlich, E. A.,** Das Wirkungsgesetz der Wachstumsfaktoren und das Mendelsche Vererbungsgesetz. (Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. 1922. 8, 276—278.)
- Regel, R.,** On the problem of the origin of the cultivated barley. (Bull. applied Bot. Petrograd. 1917. 10, 591—627. Taf. 169.) (Russ. mit engl. Resumé. 1922 erschienen!)
- Sears, P. B.,** Variation in Cytology and Gross Morphology of *Taraxacum*. (Bot. Gazette. 1922. 73, 425—446. 9 Fig.)
- Tammes, T.,** Genetic analysis, schemes of cooperation and multiple allelomorphs of *Linum usitatissimum*. (Journ. of Genetics. 1922. 12, 19—46. 22 Textfig.)
- Yampolsky, C., and Helene,** Distributions of sex forms in the phanerogamic flora. (Bibl. Genetica. 1922. 3, 62. 9 Tab.)

### Cyanophyceen.

- Wille, N.,** Phykoerythrin bei den Myxophyceen. (Ber. d. d. bot. Ges. 1922. 40, 188—192. 1 Abb.)



## Algen.

- Amorre, M. A.**, Diatomées contenues dans les dépôts calcaires des sources thermales d'Antsirabe (Madagascar). (Bull. Mus. d'Hist. Nat. 1921. 249—256, 320 bis 323. 8 Fig.)
- Caballero, A.**, Nuevos datos respecto de la acción de la Chara en las larvas de los mosquitos. (Bol. R. Soc. Espan. Hist. Nat. 1922. 22, 61—64.)
- Chemin, E.**, Les Algues de profondeur. (Bull. Soc. Linn. de Normandie. 1921. VII/3, 282—288.)
- Georgévitch, P.**, s. unter Zelle.
- Huber, G.**, Ein speziesreines Desmidiaceenplankton in einem Hochgebirgsee. (Arch. f. Hydrobiol. 1922. 13, 472—477.)
- Kylin, H.**, Über die Entwicklungsgeschichte der Bangiaceen. (Arkiv f. Bot. 1922.)
- Oye, P. van**, Uit de biologie van een Luchtwier (Trentepohlia). (Trop. Natuur. 1922. 7—11. 4 Fig.)
- Pascher, A.**, Neue oder wenig bekannte Flagellaten. IV. Neubeschriebene Dinoflagellaten. (Arch. f. Protistenkunde. 1922. 45, 133—149. 21 Fig.)
- Puymaly, A. de**, Réproduction des Vaucheria par zoospores amiboides. (C. R. Acad. Sc. Paris. 1922. 174, 824—827.)
- Skottsberg, C.**, Marine Algae I. Phaeophyceae. (Bot. Ergebn. d. schwed. Exped. n. Feuerland usw. 1907—1909.) (K. Svenska Vetensk. Akad. Handlingar. 1921. 61, No. 11, 56 S. 20 Textfig.)

## Pilze.

- Armstrong, S. F.**, s. unter Fortpflanzung und Vererbung.
- Durand, E. J.**, The genus Catinella. (Bull. Torrey Bot. Club. 1922. 49, 15—21.)
- Gäumann, E.**, Über die Entwicklungsgeschichte von Lanomyces, einer neuen Perisporiaceengattung. (Ann. Jard. Bot. Btzg. 1922. 32, 43—63. Pl. 13—18.)
- Juel, H. O.**, Cytologische Pilzstudien. II. Zur Kenntnis einiger Hemiasceen. (Nova Acta R. Soc. Sc. Upsal. 1921. Ser. 4. 5, Nr. 5, 1—43. 2 Taf., 4 Textfig.)
- Lupo, P.**, Stroma and Formation of Perithecia in Hypoxylon. Contributions from the Hull Botanical Laboratory 296. (Bot. Gazette. 1922. 73, 486—595. 7 Fig.)
- Moreau, F.**, Le mycélium à boucles chez les Ascomycetes. (C. R. Acad. Sc. Paris. 1922. 174, 1072—1074.)

## Moose.

- Buch, H.**, s. unter Physiologie.
- Frey, E.**, Flechten und Moose als Pioniere der Vegetation auf Silikatgestein. (Mitt. Naturf. Gesellsch. Bern. 1921.)
- Ridler, W. F. F.**, The Fungus present in Pellia epiphylla (L.) Corda. (Ann. of Bot. 1922. 36, 193—208. 8 Fig.)

## Angiospermen.

- Clausen, J.**, Studies on the collective species Viola tricolor L. (Bot. Tidskrift. 1921. 37, 205—221. Taf. 1—3.)
- Denis, M.**, Les Euphorbiées des îles australes d'Afrique. (Rev. gén. de Bot. 1922. 34, 5—64, 96—123, 171—177, 214—236, 287—299 ff. 32 Textfig.)
- Diels, L.**, Die Myrtaceen von Papuasien. II. (Engl. Bot. Jahrb. 1922. 57, 401—426.)
- , Beiträge zur Kenntnis der Combretaceen von Papuasien. (Ebenda. 427—430.)
- , Die aus Papuasien bekannten Theaceen. (Ebenda. 431—435.)
- , Die Dilleniaceen von Papuasien. (Ebenda. 436—459.)
- , Die Dipterocarpaceen von Papuasien. (Ebenda. 460—463.)
- , Die Bignoniaceen von Papuasien. (Ebenda. 496—500. 1 Textfig.)
- Gleisberg, W.**, Vergleichende Blüten- und Fruchtanatomie der Vaccinium oxycoccus-Typen. (Ber. d. d. bot. Ges. 1922. 40, 202—212. 1 Textabb.)

- Krause, K.**, Die Lorantheen Papuasien. (Engl. Bot. Jahrb. 1922. **57**, 464 bis 495. 4 Textfig.)
- Stolt, W. A. H.**, Zur Embryologie der Gentianaceen und Menyanthaceen. (K. Svenska Vetensk. Akad. Handlingar. 1921. **61**, Nr. 14, 56 S. 123 Textabb.)
- Winkler, H.**, Die Urticaceen Papuasien. (Engl. Bot. Jahrb. 1922. **57**, 501 bis 528. 15 Textfig.)

### Pflanzengeographie. Floristik.

- Allorge, P.**, Les Associations végétales du Vexin français. (Rev. gén. d. Bot. 1922. **34**, 71—79, 134—144, 178—191, 251—256, 311—319 ff.)
- Becherer, A.**, und **Gyhr, M.**, Weitere Beiträge zur Basler Flora. Lörrach. 1921. 15 S.
- Kennoyer, L. A.**, Forest formations and successions of the Sat Tal valley, Kumaon, Himalayas. (Journ. Ind. Bot. 1921. **2**, 235—258. 21 Tafelfig.)
- Kolkwitz, R.**, Die Pflanzenwelt der Umgegend von Berlin. Berlin-Lichterfelde (Naturschutz-Verlag). 1922. 48 S. 1 Karte, 12 Textfig.
- Rietz, G. Einar du**, Über das Wachsen der Anzahl der konstanten Arten und der totalen Artenanzahl mit steigendem Areal in natürlichen Pflanzenassoziationen. (Bot. Notiser. 1922. 17—36. 5 Fig., 3 Tab.)

### Palaeophytologie.

- Carpentier, A.**, Revue des travaux de paléontologie végétale publiés dans le cours des années 1910—1919. 1. Partie: Paléozoïque (suite). (Rev. gén. d. Bot. 1922. **34**, 65—70, 124—133, 166—170, 237—250, 300—310 ff.)
- Frentzen, K.**, Beiträge zur Kenntnis der fossilen Flora des südwestlichen Deutschlands. (Jahresber. u. Mitteil. Oberhein. Geol. Ver. 1922. N. F. **11**, 1—14.)
- , Beiträge zur Kenntnis der fossilen Flora des südwestlichen Deutschland. I. Bemerkungen über die Pflanzenversteinerungen aus den jungtriadischen Sandsteinen des Dinkelberggebietes. II. Die Pflanzenfossilien des Rhätsandsteines von Maltsch. (Ebenda. 1921. N. F. **10**, 63—73. 4 Fig.)
- Rudolph, K.**, Die Entwicklung der Stammbildung bei den fossilen Pflanzen. (Lotos. 1921. **69**, 15—34. 3 Textabb.)

### Technik.

- Demolon, A.**, Détermination de la concentration en H<sup>+</sup> ions par la méthode colorimétrique. Application à l'étude de la réaction des sols. (Ann. Sc. Agronom. 1922. **39**, 20—38. 6 Fig.)
- Kraus und Uhlenhuth**, Handbuch der mikrobiologischen Technik. Bd. I. 1. Hälfte. Urban & Schwarzenberg, Berlin-Wien. 532 S. 134 Textabb. u. 1 farb. Taf.
- Seifriz, W.**, A method for Inducing Protoplasmic Streaming. (New Phytologist. 1922. **21**, 107—112.)





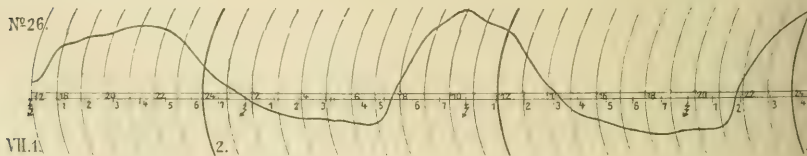
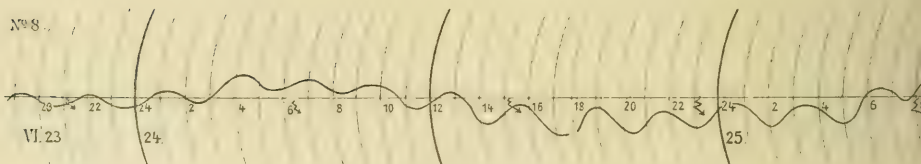
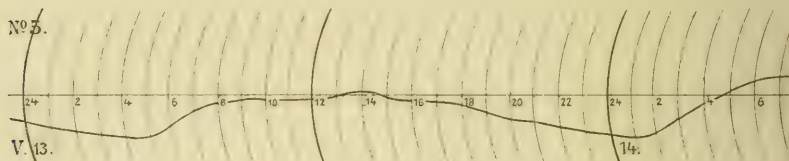
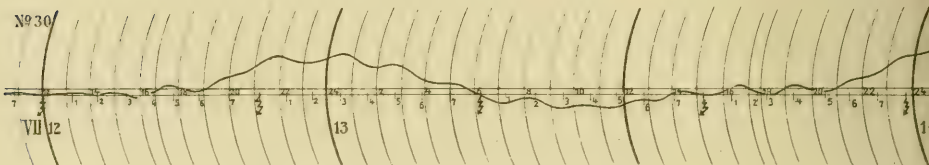
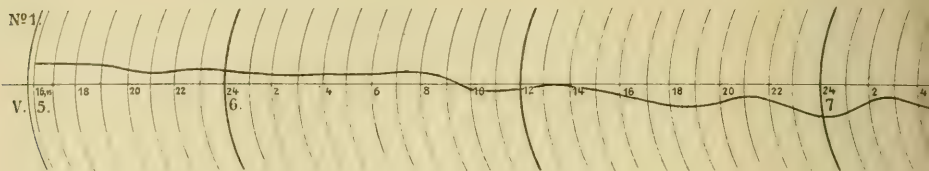
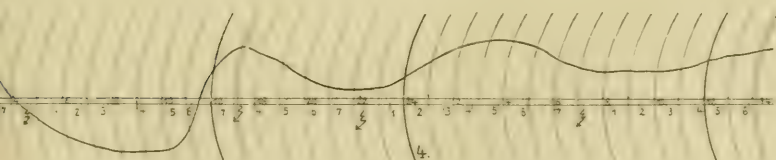
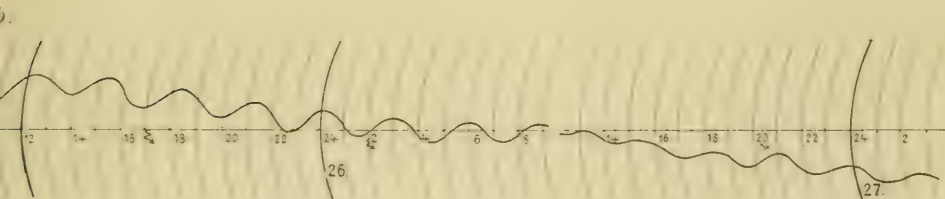
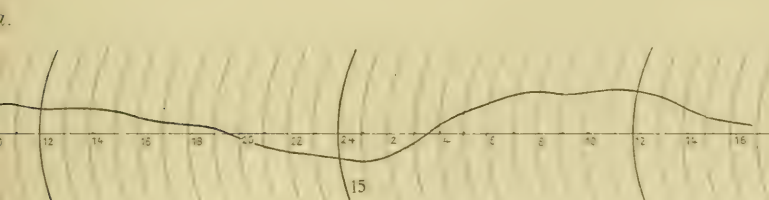
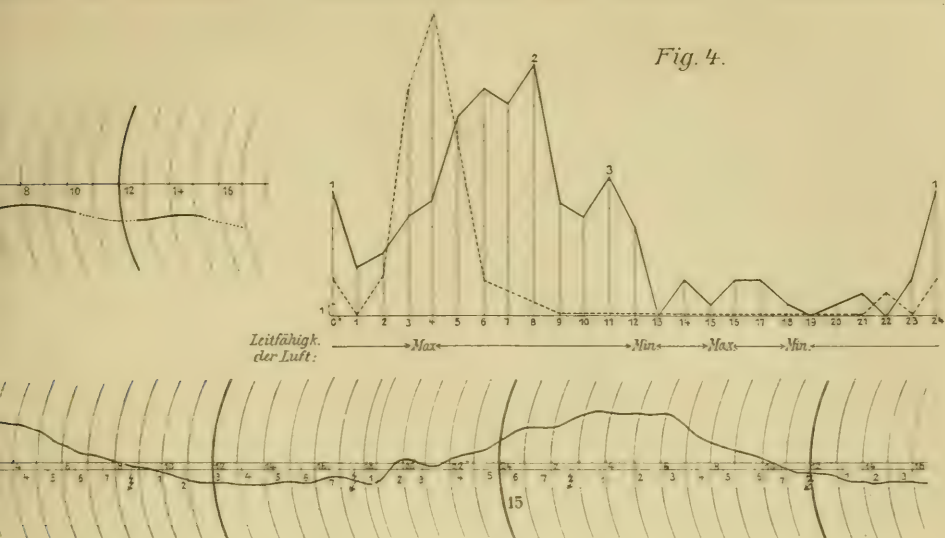


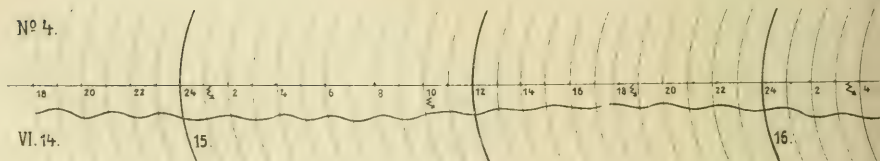
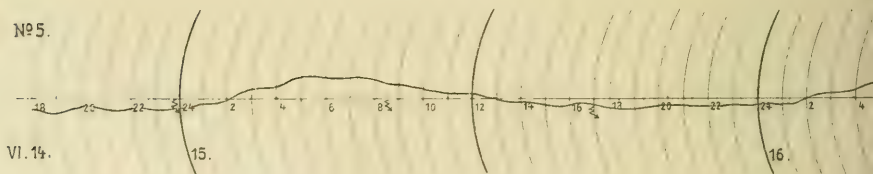
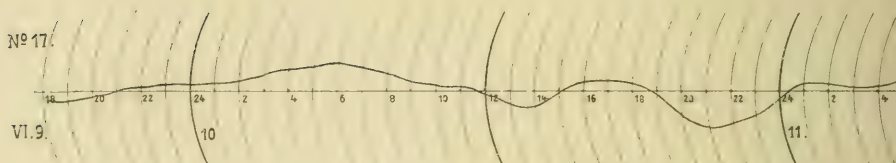
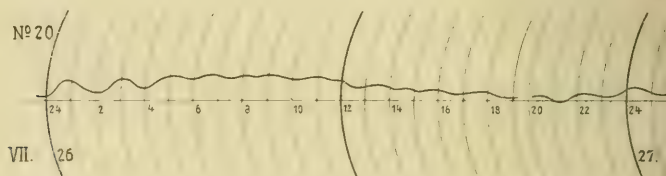
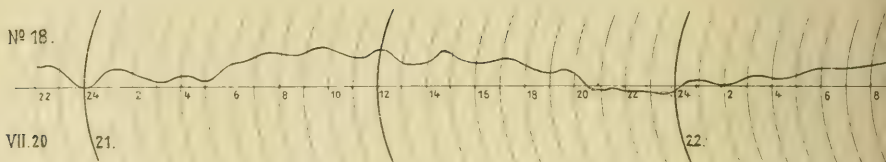


Fig. 4.

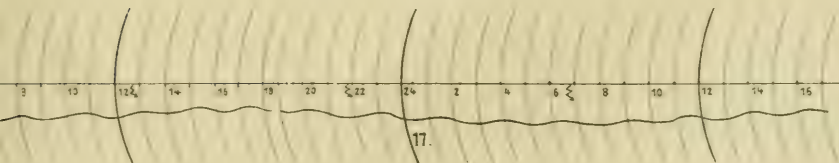
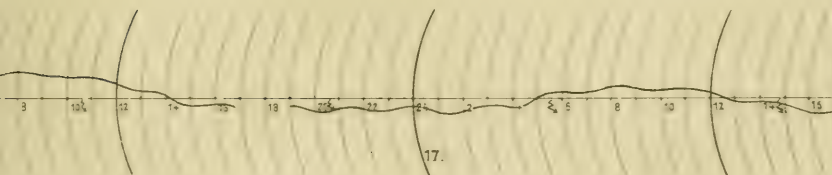
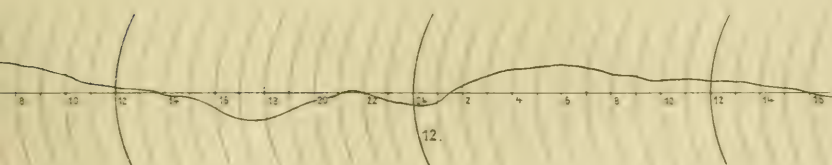
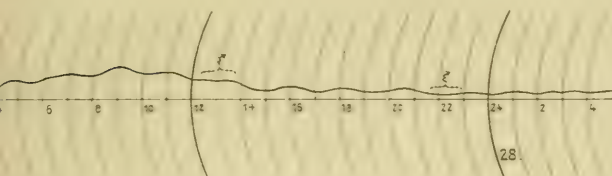
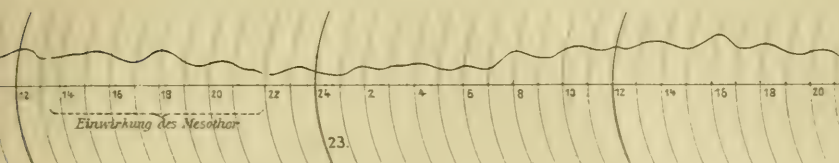














# Biochemie der Pflanzen

Von

Dr. phil. et med. **Friedrich Czapek**

o. ö. Professor an der Universität Leipzig

3 Bände

**Erster Band.** Dritte, unveränderte Auflage. Mit 9 Abbildungen im Text.  
XIX, 828 S. gr. 8° 1922 Mk 270.—, geb. Mk 350.—

**Zweiter Band.** Zweite, umgearbeitete Auflage. XII, 541 S. gr. 8° 1920  
Mk 396.—, geb. Mk 480.—

**Dritter Band.** Zweite, umgearbeitete Auflage. IX, 852 S. gr. 8° 1921  
Mk 330.—, geb. Mk 410.—

Pharmazeutische Zeitung, 1921, Nr. 38: . . . Was hier an Wissen, an unglaublicher Vielseitigkeit, an exaktester Arbeit und an eisernstem Fleiße geleistet worden ist, vermag man erst dann ein wenig zu begreifen, wenn man sich klar wird, daß der Verfasser dieses standard work ein ebenso vorzüglicher Botaniker sämtlicher Disziplinen ist, wie er als Chemiker nicht nur die ungeheure Literatur des Gebietes vollkommen beherrschen muß, sondern naturgemäß ebenfalls in allen Zweigen dieses fast unübersehbaren Gebietes aufs genaueste eingearbeitet ist.

. . . Mit diesem Werke ist der gesamte Umfang dieser riesigen Wissenschaft bis auf den heutigen Tag abgegrenzt und kritisch gesichtet. Damit ist für die verschiedenen Wissenschaften, namentlich die angewandten, ein Handbuch von nicht zu übertreffendem Werte geschaffen.

Dr. R. M.

---

# Das Werden der Organismen

Zur Widerlegung von Darwins Zufallstheorie  
durch das Gesetz in der Entwicklung

Von

**Prof. Dr. Oscar Hertwig**

Berlin

**Dritte, verbesserte Auflage**

Mit 115 Abbildungen im Text. XX, 686 S. gr. 8° 1922

Mk 200.—, geb. Mk 280.—

Biolog. Zentralblatt, 37. Bd., Nr. 3: . . . O. Hertwigs Buch, das so geschrieben ist, daß es auch dem gebildeten Laien zugänglich ist, wird jeder lesen müssen, der sich für allgemeine Biologie ernstlich interessiert, der Forscher wird die darin enthaltenen Hypothesen an seinen Befunden messen müssen, und die Geschichte der Abstammungslehre wird das Werk zu ihren wertvollsten zählen.

P. Buchner

Naturw. Wochenschrift, XVI, Nr. 26: . . . Wie Weismanns Vorträge über „Deszendenztheorie“, so stellt auch Hertwigs „Werden der Organismen“ einen Markstein in der Geschichte der Abstammungslehre dar.

Nachtsheim

**Aufgaben und Ziele einer vergleichenden Physiologie auf geographischer Grundlage.** Von Dr. **Hans Fitting**, o. ö. Professor der Botanik. 42 S. gr. 8° 1922 Mk 6.—

In der Pflanzenphysiologie macht sich in den letzten Jahren in zunehmendem Maße eine Betrachtungsweise geltend, die für sie von hoher Bedeutung zu werden beginnt und aus der sich ein neuer Zweig als „geographische Physiologie“ zu entwickeln scheint. Bisher ist noch niemals der Versuch gemacht worden, die Aufgaben dieser Wissenschaft klar in ihren Umrissen zu zeichnen. Der auf diesem Gebiete mit langjähriger Erfahrung vertraute Verfasser zeigt in diesem Vortrag die neue Richtung in ihren Zielen und in ihren bisherigen Ergebnissen.

**Die Pflanze als lebender Organismus.** Von Dr. **Hans Fitting**, o. ö. Prof. der Botanik an der Universität Bonn. 44 S. gr. 8° 1917 Mk 30.—

Die Schrift behandelt die jetzigen und die früheren Vorstellungen der führenden Naturphilosophen und Biologen (z. T. von Aristoteles, Kant, Goethe, Lamarck, Lotze, Spencer usw., vor allem aber der Botaniker) über das Wesen der Pflanze im Vergleiche mit den Anschauungen der Tierphysiologen für das Tier. Im Mittelpunkt der durch Anmerkungen weiter erläuterten Ausführungen stehen also die Fragen nach den wesentlichen physiologischen Besonderheiten des Pflanzenorganismus und nach den physiologischen Beziehungen seiner Teile, der Zellen und der Organe, zum Ganzen und des Körpers zu den Teilen. Dabei wird die bekannte und weit verbreitete Lehre vom Zellenstaate und der Vergleich des Staates mit dem Organismus kritisch beleuchtet.

**Die Transpiration der Pflanzen.** Von Dr. **Alfred Burgerstein**, a. o. Prof. a. d. Univers. in Wien.

**Erster Teil:** Mit 24 Abbild. im Text. X, 283 S. gr. 8° 1904 Mk 150.—

**Zweiter Teil: (Ergänzungsband).** Mit 18 Abbildungen im Text. Mit Unterstützung der Akademie der Wissenschaften in Wien aus der Erbschaft Czermak. VIII, 264 S. gr. 8° 1920 Mk 210.—

Mitteil. d. märk. mikrobiolog. Vereinig. 1920/21, Heft 9/10: . . . Die mit großer Sorgfalt durchgeführte Arbeit, die kein geistloses Referat, sondern eine kritische Verarbeitung zu einem einheitlichen Ganzen vorstellt, ist für jeden Pflanzenphysiologen unentbehrlich. . . . Dr. Fr. v. Morton

**Morphologie und Biologie der Algen.** Von Dr. **Friedrich Oltmanns**, Prof. d. Bot. an der Univers. Freiburg i. Br. Zweite, umgearbeitete Auflage.

**Erster Band: Chrysophyceae — Chlorophyceae.** Mit 287 Abbildungen im Text. VI, 459 S. gr. 8° 1922 Mk 100.—, geb. Mk 170.—

Inhalt: 1. Chrysophyceae. — 2. Heterocontae. — 3. Cryptomonadales. — 4. Euglenaceae. — 5. Dinoflagellata. — 6. Conjugatae. — 7. Bacillariaceae. — 8. Chlorophyceae (Volvocales, Protococcales, Ulotrichales, Siphonocladiales, Siphonales). Charales.

**Die Theorien der Oenotheraforschung.** Grundlagen zur experimentellen Vererbungs- und Entwicklungslehre. Von **Ernst Lehmann**, Prof. der Botanik an der Univers. Tübingen. Mit 207 Abbildungen im Text und einem Bildnis von Hugo de Vries. XVIII, 526 S. gr. 8° 1922 Mk 140.—, geb. Mk 200.—

Seit de Vries steht die Oenotherenforschung im Mittelpunkt des biologischen Problems der Artbildung durch Mutation und Bastardierung. Es ist von höchstem Interesse zu sehen, wie neben der historischen auch die strukturelle Arbeitsrichtung durchdringt und über das Studium von Mutation und Bastardierung die strukturelle Forschung immer mehr hervortritt und an Bedeutung gewinnt. Der für die allgemeine Biologie der Gegenwart typische Uebergang von der historischen Forschung zur strukturellen besitzt an Oenothera sein vorzüglichstes Paradigma. Diesen Vorgang innerhalb der Gattung Oenothera zu verfolgen, ist die Aufgabe des vorliegenden Buches. Es ist für Biologen jeder Richtung von größter Bedeutung.



# ZEITSCHRIFT FÜR BOTANIK

HERAUSGEGEBEN

VON

HANS KNIEP UND FRIEDRICH OLTMANN

14. JAHRGANG

HEFT 10

MIT 21 ABBILDUNGEN UND 7 KURVEN IM TEXT



JENA  
VERLAG VON GUSTAV FISCHER  
1922

---

Monatlich erscheint ein Heft

---

Alle für die Zeitschrift bestimmten Sendungen (Manuskripte, Bücher usw.)  
bitten wir zu richten an  
Herrn Geh. Hofrat Prof. Dr. Oltmanns, Freiburg i. Br., Jacobistr. 23

# Inhalt des zehnten Heftes.

## I. Originalarbeit.

Seite

- Emma Maria Schmitt, Beziehungen zwischen der Befruchtung und den postfloralen Blüten- bzw. Fruchtsielbewegungen bei *Digitalis purpurea*, *Digitalis ambigua*, *Althaea rosea* und *Linaria cymbalaria*. Mit 21 Abbildungen und 7 Kurven. . . . . 625

## II. Besprechungen.

- Alverdes, Fr., Rassen- und Artbildung . . . . . 683  
Demeter, K., Vergleichende Asclepiadeenstudien . . . . . 700  
Engler, A., Die Pflanzenwelt Afrikas, insbesondere seiner tropischen Gebiete . . . . . 690  
Korschelt, E., Lebensdauer, Altern und Tod . . . . . 679  
Küster, E., Botanische Betrachtungen über Alter und Tod . . . . . 676  
Lindau, G., Kryptogamenflora für Anfänger. II. Band. I. Abteil. Die mikroskopischen Pilze. . . . . 701  
Müller, Fritz, Werke, Briefe und Leben. . . . . 680  
Prell, H., Anisogamete, Heterogamete und Äthogamete als Wege zur Förderung der Amphimixis . . . . . 687  
Rietz, G. E. du, Fries, Th. C. E., und Tengwall, T. Å., Vorschlag zur Nomenklatur der soziologischen Pflanzengeographie . . . . . 696  
—, —, Osvald, H., und Tengwall, T. Å., Gesetze der Konstitution natürlicher Pflanzengesellschaften . . . . . 696  
—, Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie . . . . . 696  
Rübel, E., Geobotanische Untersuchungsmethoden . . . . . 695  
Schaxel, J., Untersuchungen über die Formbildung der Tiere . . . . . 681  
Sorauer, P., Handbuch der Pflanzenkrankheiten. Vierte Aufl., 2: »Die pflanzlichen Parasiten.« Erster Teil . . . . . 701

## III. Neue Literatur . . . . . 702

---

Verlag von Gustav Fischer in Jena

---

Soeben erschien:

## Populäre biologische Vorträge

Von

**Hans Molisch**

o. ö. Prof. und Direktor des pflanzenphysiologischen Instituts an der Universität Wien.

Mit 71 Abbildungen. VII, 306 S. gr. 8° 1922

Gr.-Z. 3.—, geb. 5.50

Inhalt: 1. Goethe als Naturforscher. 2. Eine Wanderung durch den javanischen Urwald. 3. Reiseerinnerungen aus China und Japan. 4. Das Leuchten der Pflanzen. (Mit 8 Abbild.) 5. Warmbad und Pflanzentreiberei. (Mit 4 Abbild.) 6. Ultramikroskop und Botanik. (Mit 1 Abbild.) 7. Das Erfrieren der Pflanzen. (Mit 7 Abbild.) 8. Über den Ursprung des Lebens. 9. Das Radium und die Pflanze. 10. Der Naturmensch als Entdecker auf botanischem Gebiete. 11. Der Scheintod der Pflanze. 12. Die Verwertung des Abnormen und Pathologischen in der Pflanzenkultur. 13. Biologie des atmosphärischen Staubes (Äroplankton). 14. Die Wärmeentwicklung der Pflanze. 15. Über die Herstellung von Photographien in einem Laubblatte. 16. Über die Kunst, das Leben der Pflanze zu verlängern. 17. Botanische Paradoxa. — Autoren-Verzeichnis.

Zeitschrift f. Garten- und Obstbau, 1920, Nr. 4: . . . Die in diesem Buche gesammelten Vorträge behandeln Themen recht verschiedener Art. Für den Gärtner werden in erster Linie solche von Wichtigkeit sein, wie „Warmbad und Pflanzentreiberei“, „Das Erfrieren der Pflanzen“, „Der Scheintod der Pflanze“, „Die Verwertung des Abnormen und Pathologischen in der Pflanzenkultur“, wie auch „Ueber die Kunst, das Leben der Pflanzen zu verlängern“. Aber auch die anderen Vorträge sollte jeder lesen, der sich mit dem wissenschaftlichen Geiste unserer Zeit vertraut machen will. Das Buch sei einem jeden empfohlen, der sich für Biologie im weitesten Sinne interessiert.

C. S.

**Schlüsselzahl ab 2. Oktober 1922: 80**

# Beziehungen zwischen der Befruchtung und den postfloralen Blüten- bzw. Fruchtsielbewegungen bei *Digitalis purpurea*, *Digitalis ambigua*, *Althaea rosea* und *Linaria cymbalaria*.

Von

Emma Maria Schmitt.

Mit 21 Abbildungen und 7 Kurven.

## Einleitung.

Schon seit langem beschäftigt sich die Forschung mit eigentümlichen Bewegungen der Blütenstiele, die bei vielen Pflanzen, man darf wohl sagen bei den allermeisten, im Laufe der Entwicklung zu beobachten sind, Bewegungen, die nicht etwa durch veränderte äußere Faktoren hervorgerufen werden, sondern die regelmäßig mit derselben Entwicklungsphase der Blüte einer und derselben Art Hand in Hand gehen. Man spricht von verschiedenen Stimmungen des Blütenstieles und dementsprechend von Umstimmungsbewegungen, die z. B. eintreten können bei der Blütenentfaltung oder bei der Frucht reife. Welcher Natur sind diese Krümmungen: Liegen autonome oder paratonische Bewegungen vor, oder handelt es sich bei den zahlreichen nach unten geneigten Blüten und Früchten um Lastkrümmungen? Besteht ferner eine Beziehung zwischen den Umstimmungsbewegungen und der Blüte? Das sind die Fragen, die immer wieder in der Literatur auftauchen. Es ist nicht meine Aufgabe, die ganze historische Entwicklung dieses Problems zu besprechen, da neuere Arbeiten auf diesem Gebiet schon vollständige Zusammenstellungen gegeben haben. Ich verweise auf Fr. Pladeck (18), O. Bannert (1), H. Schulz (21), Fr. Oehlkers (15—17), H. Fitting (7). Aus all diesen Untersuchungen geht hervor, daß wir es bei der Beeinflussung des Stieles durch die Blüte

mit verschiedenen Typen von Pflanzen zu tun haben, daß kein einheitliches Verhalten besteht. Außerdem ist ganz offensichtlich, daß, wenn auch die Blüte nicht mehr als das eigentliche Perzeptionsorgan des Stieles im Sinne Vöchtings (22) aufgefaßt werden darf, doch recht weitgehende Korrelationen zwischen den Stielbewegungen und der Blüte bestehen, ganz besonders bei Umstimmungen zur Zeit der Fruchtreife.

So mag die Fragestellung der vorliegenden Arbeit berechtigt erscheinen.

Sämtliche Experimente und Beobachtungen wurden in den Sommern 1920 und 1921 gemacht.

### *Digitalis purpurea.*

Als Versuchspflanzen standen mir zur Verfügung etwa 20 eingetopfte und eine große Zahl von Freilandspflanzen im botanischen Garten zu Freiburg i. B. Daneben wurden, besonders zu der Zeit, da in dieser Höhenlage (280 m) die Pflanzen schon verblühen, im Juli und August, Standorte von *Digitalis* im hohen Schwarzwald aufgesucht, vor allem im Belchengebiet (Wiedner Eck 1230 m) und im Elzgebiet (Gschasikopf 1035 m).

Das Habitusbild (Abb. 3, S. 631) zeigt, daß wir es bei *Digitalis purpurea* mit einem traubigen Blütenstand zu tun haben, dessen Blüten einseitswendig angeordnet sind. In steter Gesetzmäßigkeit folgen immer jüngere Blüten auf ältere in akropetaler Richtung an der Blütenachse. Entspringen Seitensprosse an der Hauptachse, so folgen sie derselben Regel, tragen dann allerdings entsprechend ihrem Alter meist jüngere Blüten als der Muttersproß. So kann es, besonders bei ganz kurzen Seitenzweigen, auf den ersten Blick scheinen, als sei das Gesetz durchbrochen. — Was uns am meisten interessiert, ist die Haltung des Blüten- und Fruchstieles: die Knospe steht etwa horizontal, die junge Blüte, gelegentlich auch schon die blühreife Knospe neigt sich etwas nach unten, und je älter die Blüte wird, desto mehr verschärft sich dieses Herabbiegen. In Abb. 4 ist von diesen Bewegungen am Stiel kaum etwas wahrzunehmen; er bleibt im wesentlichen in horizontaler Lage bis zum Korollenabfall, nur die Blüte biegt sich abwärts. Findet man aber hie und da *Digitalis*-Stengel mit längeren Blütenstielen, so machen



sie ganz deutlich die Abwärtsbewegung mit. Nach dem Verblühen zeigt sich am Stiel ein starkes Aufbiegen aus der horizontalen oder nach unten geneigten Lage, so daß die Früchte nahezu vertikal gestellt sind. Nicht ganz ausnahmslos ist diese Bewegung in der Natur zu beobachten. Besonders späte Nachzügler an der Spitze eines Schaftes belassen ihren Stiel oft in horizontaler Lage. Aber immerhin besteht doch die Gesetzmäßigkeit, daß zu einer gewissen Zeit in der Entwicklung eine Umstimmung in der Bewegung des Blüten- bzw. Fruchstieles vorliegt.

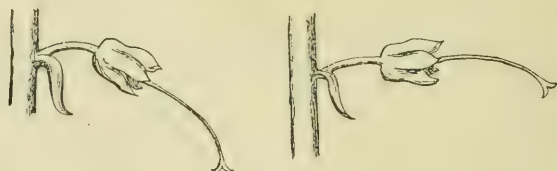
Schon bei der Beobachtung der Pflanze im Freien fällt es auf, daß an Schäften, die durch dauernden gleichgerichteten Wind aus der Vertikalstellung in eine schiefe oder an Abhängen gar in horizontale Lage gebracht werden, die Blütenstiele ihre Richtung gegenüber der Hauptachse ändern. Sie stellen sich wieder unter den gleichen Winkel gegenüber dem Erdradius ein, der ihnen bei normaler Lage der Spindel zukommt: Knospen und junge Blüten suchen die Horizontallage, junge Früchte werden vertikal gestellt. Ein Hinweis, daß wohl geotropische Bewegungen vorliegen. Noll hat in seiner Arbeit über *die normale Stellung zygomorpher Blüten* (14) *Digitalis purpurea* nach den äußeren Ursachen der Blütenstielbewegungen untersucht. Und er findet, daß sowohl Licht wie Schwerkraft beteiligt sind, daß allerdings der Geotropismus überwiegt. Ja, sogar die einseitige Häufung der Blüten meist an der Lichtseite, kann auf positiven Geotropismus der jungen Knospenstiele zurückgeführt werden zu einer Zeit, da der Schaft in Richtung der stärksten Beleuchtung im apikalen Teil überhängt.

Im Rahmen seiner Untersuchungen lag es aber nicht, auf die inneren Ursachen der Umstimmung gegenüber den sich gleichbleibenden äußeren Reizen einzugehen. Und das eben ist das Problem, das hier näher untersucht werden soll.

Schon die einfache Analyse des normalen Entwicklungsganges zeigte, daß das Aufkrümmen des Stieles etwa mit dem Ende der Blütezeit zusammenfällt. Das Experiment muß entscheiden, ob Beziehungen zwischen diesen Bewegungen und der Bestäubung, bzw. Befruchtung vorliegen, ob überhaupt Korrelationen bestehen zwischen Stielreaktionen und Blüten. — Zunächst sollte die

Bestäubung verhindert werden. Einfacher Schutz vor Insektenbesuch konnte nicht genügen, da schon die ersten Vorversuche zeigten, daß trotz der ausgesprochenen Protandrie der Blüten bei ausbleibender Fremdbestäubung Selbstbefruchtung eintritt. Deshalb wurde bei einer Reihe von jungen Blüten, deren Staubbeutel noch geschlossen, und deren Narben noch nicht spreizen, die Narbe mit einem kleinen Stück des Griffels (1—2 mm) abgeschnitten.

Bei einer 2. Versuchsreihe wurde die noch geschlossene Narbe eingepipst, um sie so am Spreizen und damit an der Fähigkeit Pollen aufzunehmen zu hindern. Damit sollte ein Kontrollversuch zum ersten Experiment geboten werden, da jetzt etwaiger Wundreiz ausgeschaltet war. Allerdings gelang



Sofort nach Abfall  
der Korolle.

24 Stunden nach dem  
Abfall.

Abb. 1. Dig. *purpurea*-Blüte in verschiedenen Entwicklungsphasen.

es nahezu der Hälfte der so behandelten Narben, beim Spreizen die Gipskappe zu sprengen. (All diese Blüten mußten natürlich beim Versuchsergebnis ausgeschaltet werden.)

Und endlich entfernte ich bei einer 3. Gruppe sämtliche Antheren vor dem Öffnen der Pollensäcke. So war Selbstbestäubung unmöglich gemacht. Um auch Insektenbesuch fernzuhalten, waren über diese Versuchsexemplare zylinderförmige Gazehüllen gestülpt, die mit Draht ausgesteift und an der Basis des Schaftes zugebunden wurden. Zugleich mußten die Hüllen an einem entsprechenden Stativ befestigt werden, um irgendwelche Belastung oder Hemmung der Blüte zu verhüten. Damit nicht durch jüngere weiter oben stehende Knospen desselben Stengels nachträglich Fremdbestäubung erfolgen konnte, wurden täglich bei den neu sich entfaltenden Blüten die Antheren entfernt.

Das Ergebnis dieser drei Versuchsreihen war folgendes: die Blüte entfaltete sich normal weiter. Mit zunehmendem Alter konnte überall das verstärkte Abwärtsbiegen wahrgenommen werden. Etwa am 6.—7. Versuchstage fiel die Korolle ab. Im Laufe der nächsten 24 Stunden war ein schwaches Heben des Griffels (bzw. des Griffelstumpfes) zu bemerken bis höchstens zur Horizontalen. (Abb. 1.) Da der Griffel keine Eigenbewegung zeigt, sondern lediglich den verlängerten Hebelarm bei der Stielbewegung darstellt, konnte er als Zeiger für die Ablesung dienen. Im Verlauf weiterer 4—6 Tage welkte der Griffel. Fruchtknoten und Stiel verblieben in ihrer Lage. (Abb. 2, Bl. a und b.)

Nebenbei sei noch bemerkt, daß die Fruchtknotenwand in vielen Fällen starkes Wachstum zeigte und sich dabei in Falten legte; der Stiel trägt also ein noch wachsendes Organ, auch wenn keine Befruchtung eintritt.

Jedes der angegebenen Experimente wurde zunächst mit etwa 6 Blüten ausgeführt. Später sind die Versuchsreihen noch des öftern wiederholt worden, um die Ergebnisse sicherzustellen. Die Resultate waren immer ausnahmslos dieselben. Verglichen mit den in der Natur beob-

achteten Bewegungen, fehlte also bei den unbestäubten Blüten überall die Aufkrümmung in die Vertikale. Da der künstliche Eingriff von vornherein hemmend auf Bewegungen gewirkt haben könnte, war folgender Kontrollversuch notwendig: die Staubblätter wurden wieder vor dem Öffnen der Thecae entfernt und Fremdbestäubung sorgfältig verhütet. Sobald die Narben empfäng-

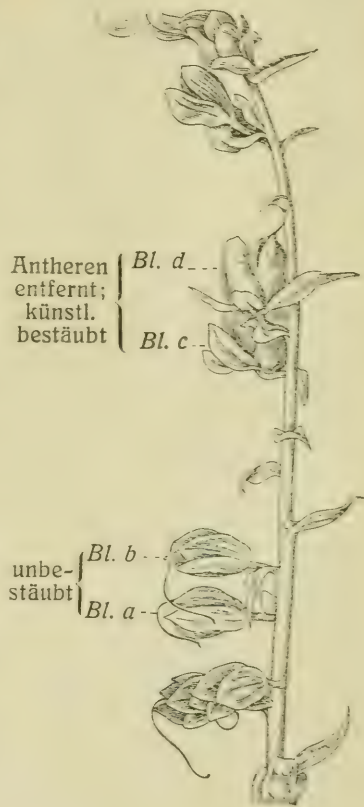


Abb. 2. Dig. purpurea. Versuchspflanze.

nisfähig waren, was leicht am Spreizen der Narbenlappen zu erkennen ist, wurde künstlich bestäubt. Schon nach 6—8 Stunden fiel dann die Korolle ab, etwa 30 Stunden nach der Bestäubung war ein Heben des bis jetzt nach unten gesenkten Griffels wahrzunehmen, die Bewegung wurde bald auch im Fruchtknoten und Stiel bemerkbar, und sie dauerte an, bis die Vertikalstellung erreicht war. Abb. 2 zeigt bei c und d zwei dieser Versuchsb Blüten. Wir haben hier schon reife Früchte vor uns, die aufgesprungen sind und eben ihre Samen ausstreuen. Trotz des operativen Eingriffs also ganz dasselbe Verhalten wie bei normal bestäubten Blüten. Der Vollständigkeit halber sei noch angeführt, daß in der ersten Versuchsreihe dieser Art an 4 Blüten unter 15 die Umstimmungsbewegung unterblieb. Sie verhielten sich wie unbestäubte Exemplare. Außerdem ließ sich bei diesen später kein Fruchtansatz feststellen. In all diesen Fällen war die Narbe zu spät belegt worden, ihre Empfängnisfähigkeit erlischt am 3. bis 4. Tag nach dem Spreizen der Narbenlappen. In den folgenden Versuchen wurde deshalb gleich am ersten Tag des Spreizens bestäubt. Es erfolgte daraufhin überall die Vertikalstellung.

Ein Vergleich der Bewegungen bei bestäubten und unbestäubten Blüten (Abb. 2, S. 629) ergibt eindeutig, daß eine Korrelation besteht zwischen der Bestäubung bzw. Befruchtung und dem Aufrichten der Früchte. Immerhin ist auch bei den unbestäubten Exemplaren ein Aufwärtsbewegen bis zur Horizontalen vorhanden (vgl. Abb. 1). Haben wir es hier mit dem Beginn jener Bewegung zu tun, die bei den bestäubten Blüten dann zur Vertikalstellung führt, oder sind das zwei verschiedene Vorgänge? Folgendes Experiment mag darüber Aufschluß geben:

An 6 *Digitalis*-Stengeln wurden sämtliche Korollen künstlich entfernt. Bei älteren Blüten konnte das durch einfachen Zug erreicht werden, bei jüngeren auf operativem Wege durch vorsichtiges Abschneiden der Blumenkrone am Fuße des Fruchtknotens. Dieser Eingriff hatte ein momentanes Aufwärtsbewegen des Stieles und Gynäceums zur Folge, was wieder sehr deutlich am Griffel zu erkennen war. Besonders stark und rasch war diese Bewegung bei blühreifen Knospen und jungen Blüten, wo die



Hebung weit über die Horizontallage hinausging. Es handelt sich hier um ein wirkliches Emporschnellen. Ältere Blüten dagegen, vor allem solche, die eben vor dem Korollenabfall standen, zeigten ganz geringes Aufbiegen bis höchstens in die Horizon-



Vor der Operation.

Abb. 3. *Dig. purpurea*-Stengel vor dem Entfernen der Korollen.



5 Minuten nach der Operation.

Abb. 4. *Dig. purpurea*. Derselbe Blütenschaft wie in Abb. 3 fünf Minuten nach dem Entfernen der Korollen.

tale und das nicht mehr augenblicks, sondern erst im Verlauf mehrerer Stunden, während welcher Zeit sich auch die Aufkrümmung der jungen Griffel noch verschärfen konnte. Abb. 3 und Abb. 4 zeigen einen solchen Blütenschaft vor der Operation und dann 5 Minuten nach der Operation.

Der eigentümliche Vorgang kann so erklärt werden: die immer schwerer werdende Blüte drückt den Griffel und den Fruchtknoten, auf denen sie lastet, rein mechanisch herab; auch der Stiel wird dabei abwärts gebogen. Wird bei der älteren Blüte dieses Gewicht entfernt, so ist der Stiel nicht mehr in der Lage, in die ihm ursprünglich zukommende geotropische Lage momentan zurückzugehen. Es erfolgt nur langsames, schwaches Heben. Wenn das Korallengewicht schon in jungem Zustand entfernt wird, ist der Griffel und Stiel noch elastisch genug, um sich sofort aufzubiegen. Und was vor allem bemerkenswert ist, sie verbleiben in dieser Lage dann bis zur Zeit der Umstimmung. Wir haben es also mit keiner aktiven Bewegung zu tun, wenn sich ältere Blüten immer mehr nach unten neigen. Es handelt sich lediglich um eine passive Lastkrümmung, die



Abb. 5. *Dig. purpurea*-Blüte nach dem Verblühen mit Paraffinstückchen beschwert.



Abb. 6. *Dig. purpurea*-Blüte. Korolle durch Stoffhülle ersetzt.

dann mit der Zeit im Bau des Stieles fixiert wird. Wiesners (23) Definition von der vitalen Lastkrümmung dürfte hier Anwendung finden.

Um zu zeigen, daß das langsame Aufbiegen des Griffels und Fruchtknotens in die Horizontale nach dem Abblühen unbestäubter Blüten lediglich auf das um die Kronhülle verringerte Gewicht zurückzuführen ist und nicht etwa als Beginn der Umstimmung gedeutet werden darf, ausgelöst vielleicht durch das Ablösen der Blumenkrone, wurde in zahlreichen Fällen die Korolle beim Abfallen ersetzt durch ein gleich schweres Paraffinstückchen, das mit einem Seidenfaden an der Blütenansatzstelle befestigt wurde (Abb. 5). In anderen Fällen wurde die Blumenkrone ersetzt durch eine gleich schwere und tunlichst gleichgeformte Stoffhülle, die nun nicht nur am Grunde des Fruchtknotens aufsaß, sondern auch den viel

längeren Hebelarm des Griffels beschwerte (Abb. 6). So war die Belastung der lebenden Kronhülle möglichst getreu nachgeahmt. Die abfallende Korolle konnte nicht zum Versuch verwendet werden, indem man sie durch geeignete Maßnahmen wieder befestigte; denn sie vertrocknete zu rasch.

Beim ersten Versuch glaube ich, da und dort noch ganz minimales Heben wahrnehmen zu können, im zweiten Fall dagegen verblieb Stiel und Griffel in der alten Lage, die während der Blütezeit erreicht worden war. Von einem Beginn der Umstimmung kann also nicht die Rede sein. Wir dürfen künftighin dieses erste schwache Heben nach dem Abblühen bei der Bewegungsanalyse ausschalten. Alle bis jetzt besprochenen Experimente beweisen, daß die Bestäubung notwendige Vorbedingung für die Vertikalstellung des Fruchtknotens, für die eigentliche aktive Umstimmungsbewegung ist.

Da bei den letzten Versuchen das zunehmende Gewicht der Blüte und zum andern das Gewicht der Krone gegenüber dem des Kelches und des Fruchtknotens von so großer Wichtigkeit war, wurden zur Ergänzung zahlreiche genaue Wägungen vorgenommen. — Selbstverständlich kam bei den Zahlenwerten zunächst die Gewichtszunahme der herabhängenden Blüte gegenüber der noch horizontal stehenden Knospe stark zur Geltung. Die Zunahme beträgt 50—100%. Vor allem aber war schön zu sehen das starke Übergewicht der Korolle gegenüber dem Fruchtknoten und Kelch, auf die im Durchschnitt nahezu  $\frac{3}{4}$  des Gesamtgewichtes entfällt. Ein Vergleich des prozentualen Zuwachses zeigt, daß auch die relative Gewichtszunahme von Kelch und Fruchtknoten hinter derjenigen der Blumenkrone zurückbleibt.

Welcher Zeitpunkt im Bestäubungs- und Befruchtungsvorgang ist für die Umstimmung ausschlaggebend? Genügt schon der mechanische oder chemische Reiz des Pollens auf der Narbe, handelt es sich um das eigentliche Pollenschlauchwachstum, oder ist die Befruchtung selbst erst der maßgebende Faktor? — Wir wissen aus Arbeiten von Fitting (3—6) und Laibach (12), daß postflorale Erscheinungen, wie z. B. das Abblühen, das Schwellen des Fruchtknotens usw., von verschiedenen Faktoren abhängig sein können, daß sie bald nur auf chemischen Reiz der Narbe hin eintreten, bald das Pollenschlauchwachstum voraussetzen. Um dieser Frage in bezug auf die postfloralen Bewegungen näher zu kommen, wollte ich zunächst die Reaktionszeit der Blütenstiele feststellen, wenn die Pflanze durch Schräg- oder Inversstellung aus ihrer Gleich-

gewichtslage gebracht wurde. Dann sollte die Zeit der beginnenden Aufkrümmung nach der Bestäubung gemessen werden. Die Differenz dieser beiden Werte mußte jenen Augenblick in der Entwicklung ergeben, der eben gerade den Reiz auslöst oder mindestens für die Umstimmung notwendig ist. Mikroskopische Untersuchungen der in diesem Zeitpunkt fixierten Blüten sollten über das Entwicklungsstadium näheren Aufschluß geben. Leider ließ sich dieser Gedankengang bei *Digitalis purpurea* nicht verwirklichen. Der Moment der beginnenden Umstimmung war nicht genau genug festzustellen, denn es störten zu dieser Zeit jene vorhin besprochenen passiven Bewegungen, die dem Blütenabfall folgen. (Bei *Althaea rosea* ließ sich diese Versuchsanordnung besser verwerten. Vgl. S. 651.)

Nachdem mir früher schon angeführte Versuche gezeigt hatten, daß ein direktes Abschneiden der Narben oder die mechanischen Wirkungen eines Gipsverbandes keinerlei Bewegungsreize der fraglichen Art auslösen, wurden jetzt zur Ergänzung andere Narben auf die verschiedenste Weise verwundet: Durch Entfernen eines Narbenlappens oder eines Stückes der Narbe, durch Ritzen und Schaben der Narbenfläche usw. In keinem Fall zeigte sich eine Bewegung. —

Jetzt ging ich zu Bestäubungen mit artfremdem Pollen über. Zunächst wurden nah verwandte Arten benützt: *Digitalis ambigua*, *Digitalis lutea*, *Digitalis lanata*, *Digitalis ferruginea*. Selbstverständlich sind vor allen derartigen Versuchen die Antheren rechtzeitig entfernt und alle Vorsichtsmaßregeln angewandt worden, um Fremdbestäubung mit arteigenem Blütenstaub zu verhindern. All diese Versuchsexemplare zeigten genau dasselbe Verhalten wie normal bestäubte Blüten: erst Abfallen der Korolle nach wenigen Stunden, dann vor allem typisches Aufrichten des Fruchtknotens und in einigen Tagen deutlicher Fruchtausatz, was vorauszusehen war; denn es ist bekannt, daß Kreuzungen von *Digitalis purpurea* mit den genannten Arten möglich sind (vgl. Haase-Bessell [8, 9]). Die Bestäubung mit artfremdem Pollen der eigenen Gattung ruft also zu gewohnter Zeit die Umstimmung hervor, wobei sie Befruchtung bewirkt.



Zu Versuchen mit entfernteren Arten aus der Familie der Scrophulariaceae wurden weiterhin benützt: *Pentstemon gentianoides*, *Pentstemon barbata*, *Verbascum thapsus*, *Verbascum phlomoides*, *Antirrhinum majus*, *Linaria vulgaris*. Die Ergebnisse können zusammengefaßt werden, da sie alle gleichartig sind. Die Blumenkrone fällt überall später ab als bei Bestäubung mit arteigenem Pollen, aber früher als bei nicht bestäubten Blüten, durchschnittlich nach 20 Stunden (unbestäubt: etwa 2—3 Tage nach dem Spreizen der Narbe; mit arteigenem Pollen bestäubt: 6—8 Stunden nach dem Belegen der Narbe). Was aber für unser Thema wichtiger ist: der Stiel behält die Horizontallage bei wie a und b in Abb. 2, S. 629. Von einer Umstimmung ist nichts zu sehen. Hatte der fremde Pollen auf der Digitalisnarbe gekeimt? Es wurden bei einer neuen Versuchsreihe Griffel und Fruchtknoten 2—3 Tage nach der Bestäubung mit dem fremden Pollen abgeschnitten und fixiert, um sie mikroskopisch zu untersuchen. Die als Juelsches und als Carnoysches Gemisch bezeichneten Fixierungs-Mittel ergaben beide guten Erfolg. Zum Färben der Schnitte benutzte ich Hämatoxylin, das Dreifarbengemisch nach Fleming und Hämalaun. Mit Hämatoxylin färbten sich die Pollenschläuche nahezu schwarz; beim Dreifarbengemisch waren die Schläuche wohl zu erkennen, traten aber weniger deutlich hervor als beim ersten Verfahren trotz Beizen mit Chromsäure, vermutlich deshalb, weil nicht von vornherein mit Fleming fixiert worden war. Sehr gute Bilder erhielt ich auch mit einfacher Hämalaunlösung, bei der die Pollenschläuche dunkelviolet hervortraten; dieses Färbungsmittel wurde am häufigsten benützt.

Die Schnitte zeigten, daß der Pollen sämtlicher Arten, die bei den Versuchen Verwendung fanden, auf den Digitalisnarben gekeimt hatte. Bei *Pentstemon gentianoides* lagen nur noch wenige ungekeimte Körner auf der Narbe, die Pollenschläuche der übrigen waren schon durch das ganze Griffelgewebe hindurchgewachsen. Erst kurz vor dem Fruchtknoten hatten sie Halt gemacht. Dort sah man überall bald etwas mehr, bald weniger weit vorgedrungen die verdickten Köpfe der Pollenschläuche. Nahezu dieselben Bilder erhielt ich bei den beiden *Verbascum*-Arten. Nur daß wir es hier mit dickeren Schläuchen

zu tun haben. *Antirrhinum majus*-Pollen keimte zu etwa  $\frac{2}{3}$  auf der Narbe. Er vermochte aber nur bis zur Hälfte des Griffelkanals vorzudringen. Bei *Linaria vulgaris* war der Prozentsatz der gekeimten Pollenkörner ein wenig geringer. Die Schläuche, die hier selbstverständlich viel dünner sind als bei den vorigen Arten, waren nicht über die Hälfte des Griffels hinaus zu verfolgen.

Wenn wir einerseits sahen, daß bei all diesen Bestäubungen mit artfremdem Pollen (ausgenommen *Digitalis*-Arten) keine Umstimmungsbewegung einsetzte, und wenn wir jetzt wissen, daß überall Pollenkeimung vorliegt, so liegt der Schluß sehr nahe, daß der auslösende Faktor für die Bewegung weder der Reiz des Pollens auf der Narbe ist, noch das Pollenschlauchwachstum im Griffelgewebe, sondern daß die Befruchtung selbst dafür verantwortlich zu machen ist.

Und doch ist noch nicht gesagt, ob der fremde Pollenschlauch, wenn er durch das Griffelgewebe hindurchwächst, dort auch dieselben Reize auslöst wie eigener Blütenstaub; eine verschiedene gegenseitige Beeinflussung liegt sogar sicher vor, denn wie könnte sonst der fremde Schlauch an bestimmter Stelle auf einmal sein Wachstum einstellen müssen, während der eigene ganz hindurchwächst.

Um diesem Einwand zu begegnen, belegte ich wiederum die sich spreizenden Narben mit Blütenstaub der eigenen Art. Nun aber wurden zu verschiedenen Zeiten nach der Bestäubung, von 30 Stunden an abwärts bis zu 2—3 Stunden, die Griffel ganz am Grunde abgeschnitten und fixiert; der Fruchtknoten wurde weiter in seiner Entwicklung beobachtet. Durch dieses Experiment sollte erreicht werden, daß die Pollenschläuche wohl das Griffelgewebe durchwachsen, nicht aber eigentlich befruchten können. Eine Versuchsanordnung, wie sie in ähnlicher Weise — zu anderen Zwecken allerdings — Correns (2) gebraucht hat. Folgende Gesetzmäßigkeit ließ sich feststellen: Wurde der Griffel in weniger als 20 Stunden abgeschnitten, so verharreten Stiel und Fruchtknoten in der horizontalen Lage, es war keinerlei Fruchtansatz oder gar Samenreife zu konstatieren, allerdings sah ich in vielen Fällen das schon früher erwähnte Schwellen der Fruchtknotenwand, die Samenanlagen

selbst blieben dabei ganz unbeteiligt. blieb der Griffel länger als 20 Stunden in Verbindung mit dem Fruchtknoten, so setzte dann auch nach seinem Entfernen, ungefähr 35 Stunden nach der Bestäubung, die normale Aufkrümmung, wie wir sie bei befruchteten Blüten kennen, ein und wurde vollkommen durchgeführt. Später war hier überall Samenreifung und Aufspringen der Fruchtkapsel zu beobachten. Nebensächlich bei diesen Resultaten sind die angeführten Zeiten. Es sind das keine absoluten Werte, sondern sie sind vielmehr stark abhängig von den Temperatur- und überhaupt den ganzen Witterungsverhältnissen. Wenn ich oben 20 Stunden als Grenzwert angegeben habe, so ist das ein ganz relativer Wert. Er ist einer Versuchsreihe (Tabelle I, S. 638) entnommen, die in eine Zeit recht gleichmäßigen Temperaturganges fiel (der heiße Sommer 1911 war in dieser Hinsicht recht günstig). Und selbst bei so günstigen Verhältnissen sind kleine Schwankungen wahrzunehmen, wie auch aus der Tabelle hervorgeht.

Wesentlich am Ergebnis ist dies: alle Stiele, die eine Umstimmungskrümmung zeigen, tragen in der Folge reife Früchte, unterbleibt aber diese Bewegung, so ist in keinem Fall später Fruchtausatz zu beobachten. Von vornherein war also anzunehmen, daß in jenen Fällen, die kein Aufbiegen zeigten, der Pollen erst einen Teil des Griffels durchgewachsen hatte, daß es ihm aber noch nicht gelungen war, den Fruchtknoten selbst zu erreichen. Die mikroskopische Untersuchung des fixierten Materials gab darüber Aufschluß. Sie zeigte, daß der Pollen in allen untersuchten Fällen normal gekeimt hatte. Schon nach 8 Stunden ist etwa die Hälfte des Griffelgewebes durchgewachsen. Nach 17 Stunden ist der Fruchtknoten nahezu erreicht. Aber erst in 20—21 Stunden ist die Befruchtung gesichert, was der Länge des Weges entspricht, der im Fruchtknoten noch bis zu den Samenanlagen zurückzulegen ist.

Es bleibt noch die Möglichkeit, daß trotzdem nicht die Befruchtung, sondern der im Fruchtknotengewebe eintreffende Pollenschlauch die Umstimmung auslöst. Im Experiment konnten die beiden Vorgänge voneinander getrennt werden, indem mit dem Griffel auch der apikale Teil des Fruchtknotens entfernt wurde zu einer Zeit, da eben gerade Pollenschläuche in diesen



Tabelle I. Digitalis purpurea: bestäubt mit art eigenem Pollen. Griffel zu verschiedenen Zeiten nach der Bestäubung entfernt.

Bestäubt	Griffel abgeschnitten	Diffe- renz der beiden Zeiten	Umstüm- mungs- bewe- gung	Temperaturgang der Versuchstage					
				Max.			Min.		
				° C	° C	Mittel ° C	° C	° C	Mittel ° C
12. VII. 7 h p. m.	13. VII. 9 h p. m.	26 St.	+	34,1	17	25,5	33,8	16,1	24,95
12. VII. 7½ h p. m.	13. VII. 9½ h p. m.	26	+	34,1	17	25,5	33,8	16,1	24,95
12. VII. 8 h p. m.	13. VII. 9½ h p. m.	23½	+	34,1	17	25,5	33,8	16,1	24,95
12. VII. 8½ h p. m.	13. VII. 9½ h p. m.	25	+	34,1	17	25,5	33,8	16,1	24,95
12. VII. 8 h p. m.	13. VII. 9 h p. m.	25	+	34,1	17	25,5	33,8	16,1	24,95
13. VII. 10 h a. m.	14. VII. 10 h a. m.	24	+	33,8	16,1	24,95	33,8	16,1	24,95
13. VII. 10½ h a. m.	14. VII. 10½ h a. m.	24	+	33,8	16,1	24,95	33,8	16,1	24,95
15. VII. 10 h a. m.	16. VII. 9 h a. m.	22½	+	33,2	14,5	24,05	30,7	17,4	24,05
14. VII. 11 h a. m.	15. VII. 9 h a. m.	22	+	30,5	16	23,25	33,2	14,5	23,8
16. VII. 12½ h p. m.	17. VII. 9½ h a. m.	21	+	30,5	16	23,25	32,3	16,5	24,4
16. VII. 1 h p. m.	17. VII. 10 h a. m.	21	+	28,1	16,4	23,25	29,4	17	23,35
18. VII. 11 h a. m.	19. VII. 8 h a. m.	21	+	30,5	16	23,25	32,3	16,5	24,4
16. VII. 1 h p. m.	17. VII. 9½ h a. m.	20½	+	28,1	18,4	23,25	29,4	17	23,35
18. VII. 11½ h a. m.	19. VII. 8 h a. m.	20	+	28,1	16	23,25	29,4	17	23,35
16. VII. 1 h p. m.	17. VII. 9 h a. m.	20	+	28,1	18,4	23,25	29,4	16,5	24,4
18. VII. 4½ h p. m.	19. VII. 12 h	19½	—	28,1	18,4	23,25	29,4	17	23,35
22. VII. 8 h p. m.	23. VII. 12½ h p. m.	16	—	30	14,4	22,2	30	14,4	22,2
22. VII. 8½ h p. m.	23. VII. 12½ h p. m.	15½	—	30	14,4	22,2	30	14,4	22,2
18. VII. 5 h p. m.	19. VII. 8 h a. m.	15	—	28,1	18,4	23,25	29,4	17	23,35
18. VII. 4½ h p. m.	19. VII. 7½ h a. m.	14	—	28,1	18,4	23,25	29,4	17	23,35
25. VII. 8 h a. m.	26. VII. 9 h p. m.	13	—	33,4	16,2	24,8	35,6	15,6	25,6
25. VII. 9 h a. m.	26. VII. 9 h p. m.	12	—	33,4	16,2	24,8	35,6	15,6	25,6
28. VII. 8 h p. m.	29. VII. 6 h a. m.	10	—	38,5	20,75	29,75	27,6	15,1	21,35
29. VII. 9 h a. m.	30. VII. 5 h p. m.	8	—	27,6	15,1	21,35	28,9	12,9	20,9



äußersten Teil eingedrungen waren. Trotzdem ist in der Folge auch hier keine Umstimmung wahrzunehmen.

So gilt für *Digitalis purpurea*: Durch den Befruchtungsakt ist der Reiz zur Umstimmungsbewegung gegeben.

### *Digitalis ambigua*.

Bei *Digitalis ambigua* kann ich mich kürzer fassen, da sowohl die Versuchsanordnung wie die Ergebnisse im wesentlichen mit denen von *Digitalis purpurea* übereinstimmen. Die Experimente wurden wieder zum größten Teil an eingetopften und Freilandpflanzen des botanischen Gartens ausgeführt. Im späten Sommer suchte ich höher gelegene Standplätze am Feldberg (Zastler Wand, 1350 m) auf, um die Beobachtungen dort fortzuführen.

Im Habitus zeigen die beiden *Digitalis*-Arten in vielen Punkten große Ähnlichkeit. Auch hier der traubige Blütenstand mit den einseitswendigen Blüten. Wieder folgen immer jüngere Blüten am Schaft in akropetaler Richtung. Die Entwicklung und vor allem die Bewegung der Einzelblüte ist der Hauptsache nach folgende: Bei der blühreifen Knospe und kurz nach der Entfaltung steht der Stiel etwa horizontal mit leichter Tendenz nach oben. Die ältere Blüte neigt sich schwach nach unten. Jedoch ist hier das Herabbiegen nicht so auffallend wie bei *Digitalis purpurea*. Beim Entfernen des Korollengewichtes ist trotzdem noch ein leichtes Heben wahrzunehmen. Die reife Frucht ist vertikal nach oben gerichtet, steht also in Richtung des Erdradius. Bei der Aufwärtskrümmung ist in erster Linie der apikale Teil des Blütenstiels beteiligt. Abb. 8, Bl. d zeigt die normale Lage einer reifen Frucht. Es handelt sich also auch wieder um eine Umstimmung etwa zur Zeit des Kronabfalles und es fragt sich, welches der auslösende Faktor ist. Bevor ich dieses Hauptproblem bespreche, muß ganz kurz auf die schon erwähnten Unterschiede in den Bewegungen der zwei *Digitalis*-Arten und ihren Zusammenhang hingewiesen werden. Ein Vergleich der beiden Pflanzen bei Biegungsversuchen durch mechanischen Druck überzeugt sofort, daß bei den Stielen und Blütenteilen des großblumigen Fingerhutes viel größere Biegefestigkeit besteht als beim roten. Daraus allein schon könnte das schwächere Nachgeben des Stieles gegenüber dem wachsenden Zug der Blüte

eben bei *Digitalis ambigua* erklärt werden. — Außerdem darf nicht vergessen werden, daß die Größenverhältnisse der Blüten-



Abb. 7. Dig. ambigua-Blüte. *ambigua* dagegen ist die Blüte mehr glockig, ist relativ kürzer, dafür aber

weiter und liegt einem viel kürzeren Griffel auf, ja sie liegt ihm nicht einmal ganz auf, da der Griffel sich im apikalen Teil hakenförmig nach unten krümmt (Abb. 7).

So kommt es, daß hier die ganze Last auf einem kürzeren Hebelarm liegt, das statische Moment damit kleiner wird. Ein Grund mehr, warum die *Digitalis ambigua*-Blüten sich weniger nach unten neigen.

Und jetzt zur Beantwortung der eigentlichen Frage, nach der Ursache der Umstimmungsbewegung: die Hauptresultate können gleich an Hand von Abb. 8 besprochen werden, woselbst an einem Stengel Blüten verschiedener Versuchsreihen zu sehen sind. Bei Bl. a, b, c wurde schon sehr früh die Narbe abgeschnitten, so daß Bestäubung unmöglich war. Das Bild zeigt deutlich, daß Stiel, Fruchtknoten und Griffelstumpf sich daraufhin unter einem  $\angle$  von durchschnittlich  $30^\circ$  über der Horizontalen einstellen, d. h. sie verbleiben in der Lage, die der vom Korollengewicht befreiten Blüte oder der Knospe zu-

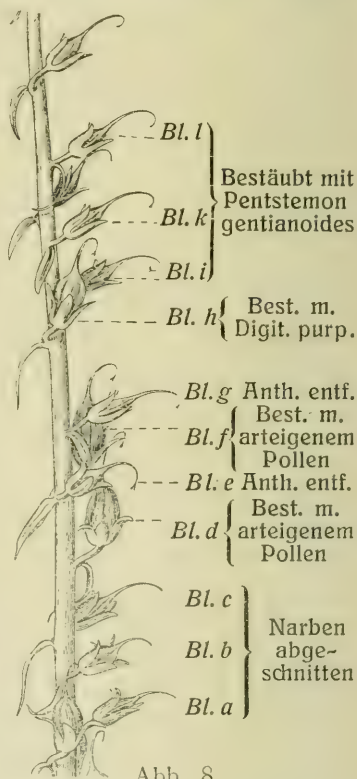


Abb. 8.  
Dig. ambigua-Versuchspflanze.

kommt. Bl. e und g wurde durch rechtzeitiges Entfernen der Antheren vor Autogamie geschützt und durch die üblichen Vorsichtsmaßregeln vor Fremdbestäubung bewahrt. Auch hier wird die schwach geneigte Lage beibehalten. Ebenso verhielten sich alle übrigen so behandelten Objekte. Daraus erhellt, daß unbestäubte Blüten die Umstimmung nicht zeigen. Bl. d und f bieten zunächst einen Kontrollversuch, da auch hier die Staubbeutel entfernt wurden. Dann erfolgte künstliche Bestäubung mit arteigenem Pollen. Normales Aufbiegen war die Folge. Das Bild zeigt schon recht schönen Fruchtausatz und vollständige Vertikalstellung. Der operative Eingriff, wie er bei Bl. e und g stattfand, hat also keinen Einfluß auf die Bewegung. Die Abhängigkeit der Umstimmung von der Bestäubung bzw. Befruchtung geht deutlich aus diesen Versuchen hervor. Bl. h, die deutlichen Fruchtausatz und Aufrichten des Fruchtknotens zeigt, ist mit Pollen von *Digitalis purpurea* bestäubt worden. Gerade bei diesem Versuchsexemplar könnte es so scheinen, als ob die Aufkrümmung bei Bestäubung mit anderen *Digitalis*-Arten nicht so vollständig erfolge wie bei Bestäubung mit art-eigenem Pollen. Ein Vergleich mit anderen Blüten ähnlicher Versuchsreihen ergab jedoch keinen prinzipiellen Unterschied, was die Intensität der Bewegungen anbelangt. Neben *Digitalis purpurea* wurden außerdem *Digitalis lutea* und *Digitalis lanata* benutzt. Das Resultat war dasselbe: Nahverwandter Pollen, der Befruchtung auslöst, veranlaßt auch die Umstimmungsbe-  
wegung im Stiel. Bl. i und k mögen als Beispiele dienen für Bestäubungen mit entfernter stehenden *Scrophulariaceen*, in diesem Fall mit *Pentstemon gentianoides*. Das Verhalten ist ebenso wie bei Bl. a oder f, also bei unbestäubten Blüten. Ganz denselben Erfolg hatten Bestäubungen mit *Verbascum thapsus*, *Antirrhinum majus* und *Linaria vulgaris*. Die mikroskopische Untersuchung zeigte, daß der fremde Blütenstaub gekeimt hatte wie bei *Digitalis purpurea*, daß die Pollenschläuche das Griffelgewebe durchwachsen hatten, daß aber in keinem Fall der Fruchtknoten erreicht wurde. Der gattungsfremde Pollen vermag also weder durch Reize auf der Narbe, noch durch sein Wachstum im Griffel die Umstimmung im Blütenstiel auszulösen und ich darf gleich hinzufügen, auch der arteigene Pollen



vermag das nicht. Experimente, die der letzten Versuchsreihe bei *Digitalis purpurea* entsprechen, zeigten das. Wird nach der Bestäubung mit eigenem Pollen der Griffel zu einer Zeit entfernt, in der wohl schon das Griffelgewebe zum größten Teil vom Pollen durchwachsen, der Fruchtknoten aber noch nicht erreicht ist, so unterbleibt die Umstimmungsbewegung. Wird dagegen Befruchtung gewährleistet, so biegt sich der Stiel auf.

Auch bei *Digitalis ambigua* ist demnach die Befruchtung notwendig für die postflorale Bewegung des Blütenstieles.

### *Althaea rosea*.

Ähnliche Verhältnisse wie die besprochenen *Digitalis*-Arten in Blütenentwicklung und Stielbewegung zeigt *Althaea rosea*.

Zur Untersuchung wurden in erster Linie die zahlreichen Freilandpflanzen dieser Art im botanischen Garten verwendet, da eingetopfte Pflanzen sich wegen ihrer Größe schlecht eignen.

Was den Habitus der Pflanze angeht, so haben wir es bei *Althaea rosea* mit einer allseitswendigen Blütentraube zu tun, die unter günstigen Verhältnissen aufrecht wächst. Eine strenge Folge immer jüngerer Blüten auf ältere in akropetaler Richtung ist nicht vorhanden. Wohl beginnt das Erblühen meist im basalen Teil des Stengels, und oft sind hier schon reife Früchte zu sehen, wenn die Spitze noch junge Knospen trägt; aber häufig sind gerade zwischen den schon reifenden Früchten noch einmal junge Knospen und Blüten zu beobachten. Der Entwicklungsgang der Einzelblüte kann an Hand von Fig. 9 und 10 beschrieben werden.

Bl. e, f, g zeigen 3 junge Knospen am Ende des Schaftes, die schräg nach oben gerichtet sind. Die Blütenstielchen sind in diesem Stadium noch vollständig gerade. Mit dem Augenblick, da die Knospe sich zu entfalten anschickt, wenn an der Spitze gerade die Blumenkronblätter hervorbrechen, beginnt in einer eng begrenzten Zone, etwa in der Mitte des Stieles, eine Abwärtsbewegung, so daß sein apikaler Teil mitsamt der Knospe in horizontale Lage kommt, während der basale Teil schräg nach oben gerichtet bleibt (Abb. 9, Bl. d). Diese Haltung wird auch von der geöffneten Blüte beibehalten (Abb. 9, Bl. c).



Reifende Früchte dagegen, wie z. B. Abb. 9, Bl. a oder Abb. 10, Bl. a, werden aufgerichtet in die Vertikallage.

Kommt es gelegentlich vor, daß durch starken Wind ein Blütenschaft in schräge oder gar liegende Lage kommt, so ändert sich auch nach kürzester Zeit die Haltung der Einzelblüten. Jede sucht sich wieder unter den  $\angle$  zum Erdradius einzustellen, der ihr

ursprünglich zukam, wobei die Lichtrichtung, wie es scheint, gar keine Rolle spielt.

Ältere Knospen und Blüten stehen wieder horizontal, junge

Früchte in Richtung der Schwerkraft, ganz einerlei, in welche Lage sie dadurch zur Blütenachse geraten.

Allerdings ist auch die Hauptachse bestrebt, durch einseitiges Wachstum wieder die Vertikalstellung zu erreichen. Nur ihr apikaler Teil ist aber bei älteren Pflanzen

noch reaktionsfähig, oft ist sogar hier schon das Wachstum erloschen, und deshalb

keine Bewegung mehr möglich. So legen schon die Ergebnisse dieser durch die Natur selbst angestellten Versuche nahe, daß es sich beim Schaft wie bei den Blütenstielen um geotropische Bewegungen handelt. Tatsächlich kommt auch Bannert (1) bei seinen experimentellen Untersuchungen dieser Frage zu dem Schluß: »Die Knospen und Fruchtstiele sind negativ geotropisch. Die Stiellage während der Blütezeit wird

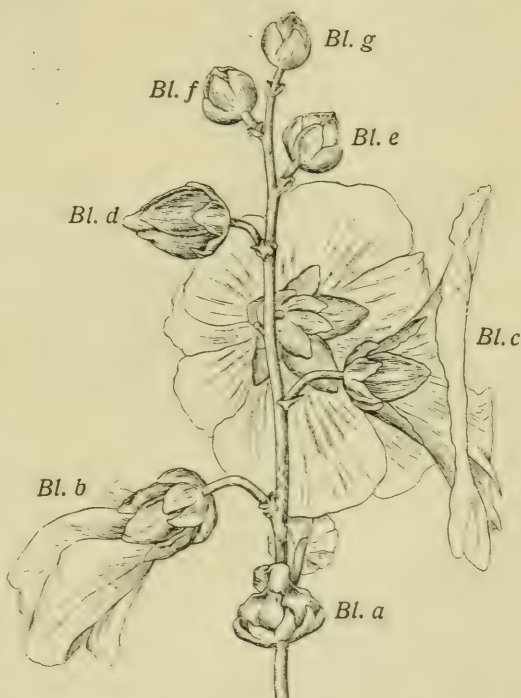


Abb. 9. *Althaea rosea*. Bl. a = reifende Frucht. Bl. b = gefaltete unbestäubte Blüte. Bl. c—g = normale Entwicklung der Blüte.

wohl dadurch veranlaßt, daß der negative Geotropismus des Stieles vorübergehend — nämlich, solange die Blütezeit dauert — in Transversalgeotropismus umgestimmt wird« (S. 29).

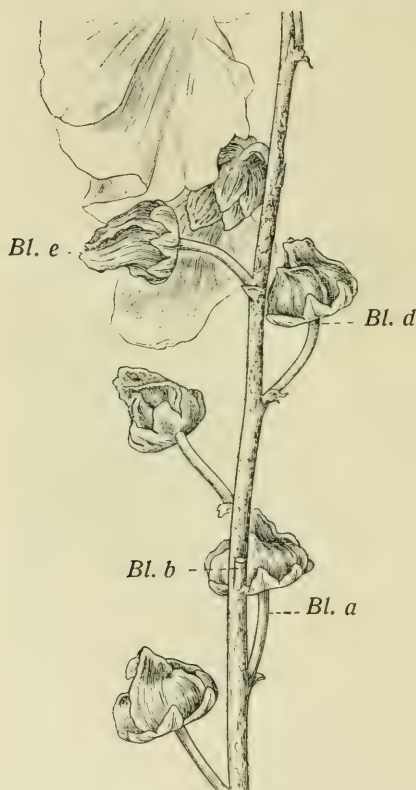


Abb. 10. *Althaea rosea*. Bl. a und d = reifende Früchte. Bl. b = übrigbleibender Stielstumpf einer unbestäubten Blüte. Bl. e = bestäubt mit *Althaea narbonensis*.

Meine Versuche bestätigen im wesentlichen diese Annahme. Ergänzend möchte ich nur noch hinzufügen, daß blühreife Knospen oder eben sich entfaltende Blüten, wenn sie aus der Gleichgewichtslage gebracht werden, sich wieder in die Horizontale begeben, also transversal geotropisch reagieren. Die Stiele der schon entfalteten Blüten dagegen verbleiben in der Lage, in die sie mechanisch gebracht werden, sie zeigen sich in keiner Weise reaktionsfähig. Erst nach dem Verblühen beginnt ein energisches Aufkrümmen in die Vertikale. Ob es sich bei der entfalteten Blüte um eine Zeit des Wachstumsstillstandes handelt, oder ob geotropische Reize überhaupt nicht perzipiert werden, kann ich nicht entscheiden. Auf jeden Fall darf man nicht ohne weiteres auf Transversalgeotropismus während der ganzen Dauer der Blütezeit schließen, wie das Bannert wohl tut. Nur das scheint mir sicher zu sein, daß die beiden Umstimmungsbewegungen einmal zur Zeit der Entfaltung und dann bei beginnender Fruchtreife geotropischer Art sind.

Welcher innere Faktor für die postflorale negativ geotropische Bewegung maßgebend ist, wurde mit denselben Versuchsmethoden geprüft, die schon bei *Digitalis* besprochen sind.

Zunächst, wie verhalten sich die Stiele unbestäubter Blüten? Die Versuchspflanzen zeigten bei den günstigen Witterungsverhältnissen und dem reichen Insektenbesuch ausnahmslos Fruchtausatz, so daß die Bestäubung künstlich verhindert werden mußte. Einfacher Schutz vor Allogamie genügte auch hier nicht. Es ist bekannt (siehe Knuth [10]), daß trotz der ausgesprochenen Protandrie noch Selbstbestäubung eintritt, wenn der Insekten-



Abb. 11. Anordnung der Antheren bei *Althaea rosea*.

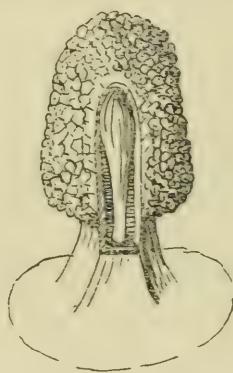


Abb. 12. Entfernen der Narben bei *Althaea rosea*.

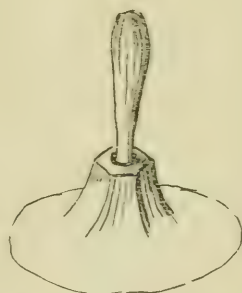


Abb. 13. Antheren entfernt bei *Althaea rosea*.

besuch ausgeblieben ist. Deshalb wurden in der ersten Versuchsreihe die Narben entfernt. Diese Operation war hier allerdings nicht leicht auszuführen, da im jugendlichen männlichen Stadium das ganze Büschel von Narbenlappen vollständig von den Staubbeuteln eingehüllt wird (Abb. 11). Es musste erst ein Segment aus dieser Kappe vorsichtig herauspräpariert werden, um dann durch Horizontalschnitt am Grunde die ganze Griffelröhre mit den Narben herauszunehmen (Abb. 12).

Bei einiger Übung gelingt das, ohne noch unnötig den übrigen Staubbeutelmantel zu verletzen.

Bei einer zweiten Reihe wurde kurz nach dem Entfalten der Blüte die ganze Staubbeutelkappe abgenommen. Dabei durften

Griffel und Narben nicht verletzt werden (Abb. 13). Außerdem mußten diese Exemplare sorgfältig vor Insekten geschützt werden. Wegen der Größe der Pflanze habe ich hier nicht den ganzen Schaft, sondern jeweils die Einzelblüte in ein Gazebeutelchen eingehüllt, das an der Hauptachse dicht verschlossen wurde. Die Hülle durfte nicht am Blütenstiel selbst befestigt werden, da sonst Hemmungen in der Bewegung hätten eintreten können.

Bei beiden Versuchen waren die Resultate im wesentlichen dieselben. Zunächst

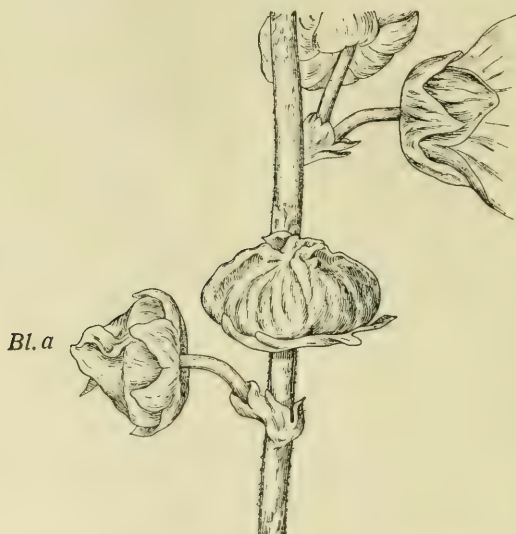


Abb. 14. *Althaea rosea*. Bl. a unbestäubte Blüte.

ist überall eine verlängerte Blütendauer zu beobachten. Während bei warmem Wetter und fleißigem Insektenbesuch die normale Blüte sich meist schon 24 Stunden nach dem Erblühen fächerförmig zusammenfaltet (Abb. 9, Bl. b), so dauerte hier die Blütezeit mindestens zwei Tage. Tabelle II und III mag das an einigen Beispielen zeigen. Die Korolle faltete sich dann auch hier in der üblichen Weise zu-

sammen, um nach einigen Tagen abzufallen. Unterdessen hatte sich der Kelch geschlossen, wie man das auch bei befruchteten Blüten beobachtet. Und es könnte scheinen, als umschließe er einen schon schwellenden Fruchtknoten, so deutlich ahmt er die Form der Frucht nach. Der Blütenstiel aber bleibt während dieser ganzen Zeit horizontal stehen, genau in derselben Lage wie bei der geöffneten Blüte (Abb. 14, Bl. a). So war es wenigstens bei einem Teil der untersuchten Exemplare. In anderen Fällen aber ist etwa zur Zeit, da die Blumenkrone sich schließt, ein schwaches Senken des



Stieles wahrzunehmen um einen  $\angle$  von  $10^\circ$ — $15^\circ$  (Abb. 9, Bl. b, S. 643). Sobald die Korolle abgefallen ist, kehrt dann der Stiel wieder in die Horizontale zurück (Abb. 14, Bl. a), um nach ungefähr 8 Tagen eben an der Biegungsstelle, wo sein apikaler Teil in die Horizontale übergeht, abzubrechen. Abb. 10, Bl. b zeigt den noch übrig bleibenden Stumpf. Was die vorübergehende Abwärtsbewegung des Stieles angeht, so halte ich sie für eine passive Lastkrümmung. Früher schon wurde erwähnt, daß zur Blütezeit keinerlei geotropische Reaktionen erfolgen. Dauert dieses Stadium länger an und wird nicht durch die starke negativ geotropische Bewegung abgelöst, so ist der Stiel nicht mehr in der Lage, durch aktive Bewegung dem dauernden Zug der schweren Blüte zu widerstehen, zudem sie in der Nachblütezeit mit ihrem Gewicht auch auf Griffel und Narbe aufliegt, also einem verlängerten Hebelarm. Sobald dann die Blüte abfällt, kann der Stiel dank seiner Elastizität wieder in die Horizontal-lage zurückkehren. Im Einklang damit fand ich auch an einigen normal bestäubten Blüten ein kurzes Senken des Stieles am Ende der Blütezeit, allerdings nur ganz vorübergehend. Es setzte dann sofort die Umstimmung ein. Betonen muß ich aber, daß zur Bestätigung dieser Annahme noch Kontrabalanzierungsversuche angestellt werden müßten. Sie konnten an den mir zu Versuchen noch zur Verfügung stehenden Pflanzen nicht mehr ausgeführt werden, da dort die Bewegung nicht deutlich genug in Erscheinung trat.

Jetzt aber zurück zur Hauptfrage. Wir sahen, daß bei den unbestäubten Blüten die Umstimmungsbewegung ausbleibt. Ist der operative Eingriff dafür verantwortlich zu machen? Um das zu entscheiden, wurden an zahlreichen jungen Blüten die Staubbeutel entfernt und bei beginnendem Spreizen die Narbenlappen mit arteigenem Blütenstaub belegt. Daraufhin trat meist schon nach etwa 8 Stunden das Falten der Korolle ein, und nach weiteren 7—10 Stunden war deutlich das Aufbiegen des Stieles wahrzunehmen, bis schließlich die reife Frucht vertikal stand (Abb. 10, Bl. d, S. 644). Tabelle IV zeigt einige Beispiele. Die Verwundung hemmte also die Bewegung in keiner Weise. Vielmehr geht aus dem Vergleich der beiden Experimente deutlich hervor, daß erst nach erfolgter Bestäubung die Umstimmung eintritt.

Tabelle II. *Althaea rosea*. Bestäubung

Narbe entfernt	Blüte gefaltet	Blüte abgefallen	Stiel, der noch horizontal stand, bricht ab	Temperatur							
					Max.	Min.	Mittel		Max.	Min.	Mittel
12. VII. 8 h p. m.	14. VII. 8½ h p. m.	16. VII. 10 h a. m.	20. VII. 10 h a. m.	12. VII.	34,1	17	25,5	13. VII.	33,8	16,1	24,9
12. VII. 8 h p. m.	15. VII. 7 h p. m.	17. VII. 9 h a. m.	20. VII. 10 h a. m.	12. VII.	34,1	17	25,5	13. VII.	33,8	16,1	24,9
12. VII. 8½ h p. m.	14. VII. 8 h p. m.	15. VII. 7 h p. m.	20. VII. 10 h a. m.	12. VII.	34,1	17	25,5	13. VII.	33,8	16,1	24,9

Tabelle III. *Althaea rosea*. Bestäubung

Staubbeutel entfernt	Blüte gefaltet	Blüte abgefallen	Stiel, der noch horizontal stand, bricht ab	Temperatur							
					Max.	Min.	Mittel		Max.	Min.	Mittel
16. VII. 11 h a. m.	21. VII. 8 h p. m.	27. VII. 11 h a. m.	30. VII. 8 h a. m.	16. VII.	30,5	16	23,2	17. VII.	32,3	16,5	24,4
26. VII. 11½ h a. m.	27. VII. 11 h a. m.	28. VII. 9 h a. m.	30. VII. 7 h a. m.	26. VII.	35,6	15,6	25,6	27. VII.	36,1	17,8	26,9
26. VII. 5 h p. m.	28. VII. 9 h a. m.	30. VII. 8 h a. m.	2. VIII. 11 h a. m.	26. VII.	35,6	15,6	25,6	27. VII.	36,1	17,8	26,9

Tabelle IV. *Althaea rosea*. Staubbeutel

Staubbeutel entfernt	Bestäubt	Blüte gefaltet	Frucht aufgerichtet	Temperatur							
					Max.	Min.	Mittel		Max.	Min.	Mittel
14. VII. 8 h p. m.	15. VII. 11 h a. m.	15. VII. 7 h p. m.	18. VII. 10 h a. m.	14. VII.	30,7	17,4	24	15. VII.	33,2	14,5	23,8
14. VII. 8½ h p. m.	15. VII. 12 h	15. VII. 8 h p. m.	17. VII. 9 h p. m.	14. VII.	30,7	17,4	24	15. VII.	33,2	14,5	23,8
14. VII. 9 h p. m.	15. VII. 11 h a. m.	15. VII. 9 h p. m.	17. VII. 7 h p. m.	14. VII.	30,7	17,4	24	15. VII.	33,2	14,5	23,8

Tabelle V. *Althaea rosea*. Bestäubungen

a) Bestäubt mit

Staubbeutel entfernt	Bestäubt	Blüte gefaltet	Blüte abgefallen. Stiel horizontal	Temperatur							
					Max.	Min.	Mittel		Max.	Min.	Mittel
27. VII. 7 h p. m.	28. VII. 9 h a. m.	30. VII. 8 h a. m.	3. VIII. 9 h a. m.	27. VII.	36,1	17,8	26,9	28. VII.	38,5	15	26,7
27. VII. 7½ h p. m.	28. VII. 10 h a. m.	30. VII. 8 h a. m.	2. VIII. 12 h *	27. VII.	36,1	17,8	26,9	28. VII.	38,5	15	26,7

b) Bestäubt mit

23. VII. 8 h p. m.	24. VII. 11 h a. m.	26. VII. 6 h p. m.	28. VII. 9 h a. m.	23. VII.	31,9	13,4	22,6	24. VII.	33,3	14	23,6
23. VII. 8 h p. m.	24. VII. 11½ h a. m.	25. VII. 11 h a. m.	26. VII. 11 h a. m.	23. VII.	31,9	13,4	22,6	24. VII.	33,3	14	23,6

c) Bestäubt mit

27. VII. 6 h p. m.	28. VII. 11 h a. m.	30. VII. 9 h a. m.	31. VII. 8 h p. m.	27. VII.	36,1	17,8	26,9	28. VII.	38,5	15	26,7
-----------------------	------------------------	-----------------------	-----------------------	----------	------	------	------	----------	------	----	------

verhindert durch Entfernen der Narben.

gang der Versuchstage

	Max.	Min.	Mittel		Max.	Min.	Mittel		Max.	Min.	Mittel		Max.	Min.	Mittel
14. VII.	30,7	17,4	24	15. VII.	33,2	14,5	23,8	16. VII.	30,5	16	23,25	17. VII.	32,3	16,5	24,4
14. VII.	30,7	17,4	24	15. VII.	33,2	14,5	23,8	16. VII.	30,5	16	23,25	17. VII.	32,3	16,5	24,4
14. VII.	30,7	17,4	24	15. VII.	33,2	14,5	23,8	16. VII.	30,5	16	23,25	17. VII.	32,3	16,5	24,4

verhindert durch Entfernen der Staubbeutel

gang der Versuchstage

	Max.	Min.	Mittel		Max.	Min.	Mittel		Max.	Min.	Mittel		Max.	Min.	Mittel
18. VII.	28,1	18,4	23,2	19. VII.	29,7	17	23,2	20. VII.	30,2	15,2	22,7	21. VII.	30,5	16,2	23,2
28. VII.	38,5	15	26,7	29. VII.	27,6	15,8	21,3	30. VII.	28,9	12,9	20,9				
28. VII.	38,5	15	26,7	29. VII.	27,6	15,1	21,3	30. VII.	28,9	12,9	20,9				

entfernt: künstlich bestäubt

gang der Versuchstage

	Max.	Min.	Mittel		Max.	Min.	Mittel		Max.	Min.	Mittel		Max.	Min.	Mittel
16. VII.	30,5	16	23,2	17. VII.	32,3	16,5	24,4	18. VII.	28,1	18,4	23,2				
16. VII.	30,5	16	23,2	17. VII.	32,3	16,5	24,4	18. VII.	28,1	18,4	23,2				
16. VII.	30,5	16	23,2	17. VII.	32,3	16,5	24,4	18. VII.	28,1	18,4	23,2				

mit artfremden Pollen.

*Hibiscus syriacus*

gang der Versuchstage

Min.	Mittel		Max.	Min.	Mittel		Max.	Min.	Mittel		Max.	Min.	Mittel
15. I.	21,3	30. VII.	28,9	12,9	20,9	31. VII.	30,4	12,1	21,2	1. VIII.	33,3	13,7	23,5
15. I.	21,3	30. VII.	28,9	12,9	20,9	31. VII.	30,4	12,1	21,2	1. VIII.	33,3	13,7	23,5
		VII.				VII.				VIII.			

*Athaea affinis*

16,2	24,8	26. VII.	35,6	15,6	25,6	27. VII.	36,1	17,8	26,9	28. VII.	38,5	15	26,7
16,2	24,8	26. VII.	35,6	15,6	25,6	27. VII.	36,1	17,8	26,9				

*Malva neglecta*

15. I.	21,3	30. VII.	28,9	12,9	20,9	31. VII.	30,4	12,1	21,2				
--------	------	----------	------	------	------	----------	------	------	------	--	--	--	--



Die Versuche mit artfremdem Pollen wurden hier mit *Althaea officinalis*, *Althaea narbonensis*, *Hibiscus syriacus* und *Malva neglecta* ausgeführt. Das Resultat kann kurz dahin zusammengefaßt werden, daß sich alle Blüten genau so verhielten wie ganz unbestäubte: Die Blütendauer war gegenüber den mit eigenem Pollen bestäubten Blüten bedeutend verlängert, der Blütenstiel zeigte nirgends die Umstimmungsbewegung, und nach einigen Tagen brach der Stiel an der bekannten Stelle ab (Abb. 10, Bl. e, S. 644). Tabelle V gibt die Ergebnisse einiger solcher Versuche wieder. Die mikroskopische Untersuchung zeigte, daß *Malva neglecta*- und *Hibiscus syriacus*-Pollen auf den Narben von *Althaea rosea* überhaupt nicht keimten. Bei Bestäubung mit *Althaea officinalis* und *Althaea narbonensis* keimte ein ganz kleiner Prozentsatz der Pollenkörner. Aber nur bei *Althaea narbonensis* konnte ich einige wenige Pollenschläuche im Griffelgewebe finden. Bei dieser schwachen Keimung kann man also noch nicht auf den negativen Einfluß des Pollenschlauchwachstums schließen. Das positive Ergebnis in Bezug auf unsere Fragestellung ist nur dies, daß fremder Blütenstaub den Umstimmungsreiz nicht auszulösen vermag durch etwaigen mechanischen oder chemischen Reiz auf der Narbe.

Besseren Einblick in die Ursachen der Stielbewegung gab die nächste Versuchsreihe, bei der die Narben mit arteigenem Pollen belegt und die Griffel dann zu den verschiedensten Zeiten nach der Bestäubung am Grunde abgeschnitten wurden. Es zeigte sich, daß immer dann, wenn der Griffel schon nach sehr kurzer Zeit entfernt wurde (durchschnittlich in weniger als  $4\frac{1}{2}$  Stunden), nachher keine Aufkrümmung des Stieles erfolgte. Vielmehr verhielt sich die ganze Blüte so, als ob gar keine Bestäubung eingetreten wäre. Die Blütezeit war in keiner Weise verkürzt. Sie dauerte im Mittel 3 Tage und in keinem Fall war später Fruchtausatz zu beobachten. Die mikroskopische Untersuchung ergab, daß der Pollen auch in so kurzer Zeit schon sehr schön gekeimt hatte, und daß er auffallend rasch wuchs, schon nach  $3\frac{1}{2}$  Stunden z. B. war nahezu der ganze Griffel durchgewachsen. Dieser Wert darf natürlich wieder nur relativ genommen werden, da die Temperatur von großem Ein-



fluß ist. Beließ ich den Griffel längere Zeit nach der Bestäubung noch am Fruchtknoten, aber doch nicht so lange, daß etwa schon die Umstimmungsbewegung sich zeigte (ungefähr 5—15 Stunden), so setzte immer nach normaler Zeit die Aufkrümmung ein. Die Blüte schloß sich in kürzester Zeit, sofern sie nicht schon beim Entfernen des Griffels ihre Kronblätter zusammengefaltet hatte. Nach 1—2 Tagen war an dem jetzt völlig aufgerichteten Stiel die schwellende Frucht zu erkennen. Die mikroskopische Untersuchung ergänzte das mikroskopische Bild. Die Pollenschläuche haben bei all diesen Blüten das Griffelgewebe schon vollständig durchwachsen, nur noch einer und der andere Nachzügler steckt mit seinem verdickten Vorderende im Gewebe.

So zeigt also dieser Versuch, daß die Stielbewegung abhängig ist vom Fruchtausatz, daß das Pollenschlauchwachstum allein noch keine Umstimmung auslöst. Als Nebenergebnis dieses Versuches mag noch angeführt werden, daß die postflorale Kronblattbewegung und das Abfallen der Korolle hier, wie es scheint, im Zusammenhang steht mit der Befruchtung, daß die Bestäubung noch nicht genügt, um die Blütedauer zu verkürzen, wie das bei *Digitalis purp.* wohl der Fall ist.

Das Hauptresultat wird noch durch eine andere Beobachtung bestätigt. Vom Augenblick der Bestäubung bis zum ersten Beginn der Umstimmungskrümmung verstrichen etwa 17 Stunden. Zum Vergleich wurden jetzt die Reaktionszeiten ganz junger Früchte gemessen, d. h. ich brachte *Althaea*-Stengel derart aus ihrer Gleichgewichtslage, daß die Stiele der jungen Früchte in horizontale also in optimale Reizlage kamen. Die Zeit bis zur ersten merklichen Bewegung betrug durchschnittlich 13 Stunden. Vorausgesetzt, daß man diese Reaktionszeit derjenigen der erst kürzlich bestäubten Blüten gleichsetzen darf, hätten wir mit der Differenz dieser beiden Werte jenen Zeitpunkt nach der Bestäubung festgestellt, der für die Auslösung des Umstimmungsreizes in Frage kommt: 4 Stunden nach dem Belegen der Narbe. Zur Bewertung dieser Zeitangabe muß ich hinzufügen, daß es sich lediglich um makroskopische Beobachtungen handelt. Denn, wie schon gesagt, konnte ich mit eingetopften Pflanzen nicht arbeiten und auch sorgfältig

unter Wasser abgeschnittene Stengel eigneten sich nicht zum Experimentieren, denn die Reaktionszeiten wurden durch diesen Eingriff außerordentlich verlängert. So war ich auf Beobachtungen im Freien angewiesen. Wenn bei dieser Art der Ablesung tatsächlich nicht der allererste Beginn der Bewegung konstatiert werden konnte, so ist aber doch anzunehmen, daß das Auge jeweils den gleichen Winkelausschlag als erste Aufkrümmung empfunden hat, so daß ich glaube, doch annähernd richtige Vergleichswerte bekommen zu haben. Darf aber die Reaktionszeit der jungen Frucht derjenigen der Blüte gleichgesetzt werden? Vollständig identisch sind die beiden Zeiten sicherlich nicht. Aus meinen Versuchen geht hervor, daß die Stiele älterer Früchte an Reaktionsfähigkeit immer mehr abnehmen, bis schließlich die Bewegungsmöglichkeit ganz erlischt. So wird der Umstimmungsreiz sicherlich etwas später als 4 Stunden nach der Bestäubung ausgelöst, der Zeit, die, wie wir gesehen haben, für die Befruchtung erforderlich ist.

Auf den nur relativen Wert solcher Zeitangaben, die überdies in Abhängigkeit von der Witterung stehen, habe ich schon hingewiesen. Die letztgenannten Beobachtungen allein möchte ich deshalb nicht als genügenden Beweis für meine Annahme ansprechen. Ich sehe in ihnen lediglich eine Ergänzung zu den Resultaten der früheren Versuche.

Wir dürfen es sonach auch bei *Althaea rosea* als erwiesen ansehen, daß es der Befruchtungsakt ist, der die Umstimmung auslöst.

Nicht ganz so einfach liegt die Sache bei

### *Linaria cymbalaria.*

Das Pflänzchen findet sich alljährlich in großen Mengen an den Süd- und Westhängen des Schloßbergs bei Freiburg, auch sonst ist es ein häufiger Gast nicht allzu sonniger Mauern. In seltenen Fällen kommt es an ebenen Standorten vor, z. B. auf den Rheinkiesbänken bei Breisach. So war reichlich Beobachtungsmaterial im Freien gegeben. Bei weitem die meisten Versuche aber wurden wieder im botanischen Garten selbst vorgenommen, wo an den Kalkfelsen des Alpinums außerordentlich günstige Standplätze für die Pflanze in den ver-

schiedensten Expositionen geboten waren. Daneben kamen auch zahlreiche eingetopfte Exemplare zur Verwendung.

Der normale Entwicklungsgang einer *Linaria*-Blüte ist folgender: Der junge Knospenstiel ist steil schräg gegen oben orientiert, etwa unter einem  $\angle$  von  $60-70^\circ$  zur Horizontalen und zwar immer von der Mauer abgewandt. Im apikalen Teil biegt er mit scharfem Knick nach unten um, so daß die Knospe selbst nahezu vertikal zu stehen kommt, mit dem Sporn nach oben gekehrt. Schon sehr bald verschwindet diese Einkrümmung. Die blühreife Knospe ist vollständig schräg aufwärts gerichtet. Wir dürfen vielleicht gleich hinzusetzen, dem Licht zugewendet, da ja tatsächlich bei dem gewöhnlichen Standort der Pflanze die Hauptlichtmenge seitlich einfällt. Und die entfaltete Blüte behält diese Stellung bei. Wichtig ist, daß es sich um eine wesentlich zygomorphe Blüte handelt (nach Noll [14]), die also nicht nur äußerlich bilateral symmetrisch gebaut ist, sondern die auch durch ihren ganzen Bauplan darauf angewiesen ist, sich in bestimmter Weise dorsiventral einzustellen. Unterlippe und Sporn sind bei sämtlichen Blüten im Freien nach unten orientiert. Gegen Ende der Blütezeit beginnt der Stiel in seinem basalen Teil sich der Mauer zuzuwenden, so daß zunächst eine S-förmige Krümmung entsteht. Die Bewegung setzt sich in akropetaler Richtung fort unter starkem Wachstum des Stieles, bis der Fruchtknoten — denn die Korolle ist unterdessen abgefallen — die Mauer erreicht, wo er sich schließlich in einer Ritze verankert. Der ganze Entwicklungsgang ist in Abb. 15 wiedergegeben. Der Pfeil bedeutet die Lichtrichtung.

Der beschriebene Modus gilt nur für Pflanzen, die an der Mauer wachsen. Auf ebenem Boden stehen die Blüten nahezu vertikal nach oben, die Frucht biegt sich bei der Reife dem Erdboden zu.

Beim Abblühen also auch hier wieder recht auffällige Umstimmungserscheinungen. Bevor ich ihre inneren Ursachen näher untersuchte, war es bei so komplizierten Verhältnissen notwendig, den tropistischen oder autonomen Charakter der Bewegungen zu prüfen.

Schon Noll (14) hatte im Jahre 1885 anlässlich seiner Arbeit über die normale Stellung zygomorpher Blüten und ihre



Orientierungsbewegungen zur Erreichung derselben« sich mit den Blütenstielbewegungen bei *Linaria cymbalaria* beschäftigt. Die Umstimmungs- und Fruchtsielbewegungen kamen bei ihm nicht zur Besprechung. Wichtig für ihn waren in allererster Linie die Torsionen der Stiele und ihre Ursachen. — Im Sommer 1895 hat Professor Oltmanns eine Reihe von Versuchen angestellt über den Einfluß von Licht- und Schwerkraft auf *Linaria*. Die Resultate blieben seinerzeit unveröffentlicht. Sie wurden mir in lebenswürdiger Weise zu meiner Arbeit zur

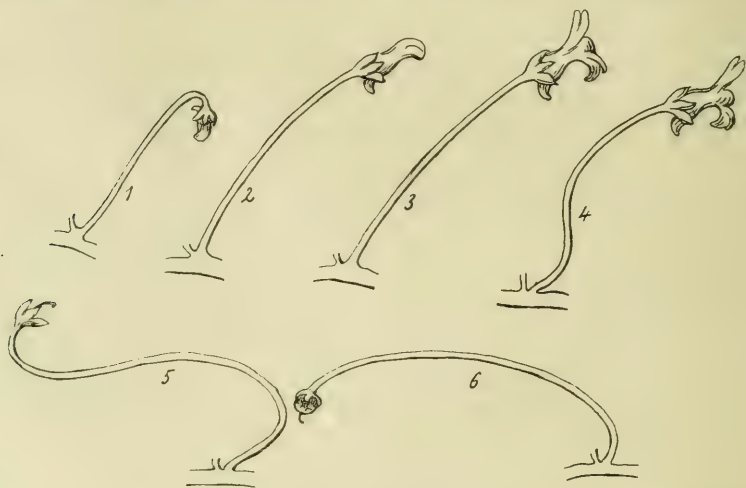


Abb. 15. *Linaria cymbalaria*. Normale Blütenentwicklung und Stielbewegung.

Verfügung gestellt. Es wurden damals nicht nur die Blütenstiele, sondern auch die Bewegungen der Sprosse und Blätter in die Betrachtungen mit einbezogen. Es zeigte sich, daß in allererster Linie das Licht für ihre Stellung verantwortlich ist. Besonders interessant ist dabei, daß die Sprosse sich nicht bei jeder Lichtintensität gleich verhalten. Im Zimmer wachsen junge Stengel, die man am Fenster aufstellt, also in relativ hellem Licht, vertikal nach oben. Später legen sie sich horizontal, wobei die Mehrzahl nach der Zimmerseite zeigt, einige legen sich seitlich, keiner aber wendet sich dem Licht zu. Weiter abseits vom Fenster stehende Pflanzen dagegen erweisen



sich stark positiv heliotropisch, sie wenden sich schon in recht jungem Stadium scharf gegen das Licht. Später legen auch sie sich horizontal und wachsen weiter dem Licht entgegen. Im Gegensatz dazu zeigen die Blätter in jeder Helligkeit positiven Phototropismus. — Die Blütenbildung läßt mit abnehmender Lichtintensität nach, sie scheint ihr Optimum etwa in jener Helligkeit zu erreichen, bei der die Sprosse längere Zeit vertikal wachsen.

Ich bin in meinen Untersuchungen auf die sich hieraus ergebenden Fragen nach dem Lichtoptimum der Sprosse, Blätter und Blüten zu verschiedenen Entwicklungszeiten nicht eingegangen.

Dagegen wurden die Blütenstielbewegungen genau auf ihren phototropischen, geotropischen oder autonomen Charakter hin untersucht. Wegen des beschränkten Raumes geht es nicht an, die zahlreichen diesbezüglichen Experimente alle zu beschreiben. Als Hauptergebnisse seien nur angeführt: Der Knospen- und Blütenstiel ist positiv phototropisch. Etwa zur Zeit des Korollenabfalls setzt eine negativ phototropische Bewegung im Stiel ein, die im basalen Teil beginnt und akropetal fortschreitet. Auch der Fruchtsiel reagiert noch 4 bis 5 Tage lang negativ phototropisch. Wird einseitiger Lichtreiz ausgeschaltet, so kommt negativer Geotropismus bei Knospen-, Blüten- und Fruchtsielen zur Geltung. Daneben sind zu bestimmten Zeiten in der Entwicklung schwächere autonome Bewegungen vorhanden, in der Nachblütezeit vor allem dorsalkonvexe Krümmungen, die also die negativ phototropische Umstimmungsbewegung unterstützen, vorausgesetzt, daß sich die Blüte in ihrer normalen dorsiventralen Lage befindet.

Von all diesen Bewegungen sind die phototropischen in erster Linie maßgebend für die Stellung des Stieles. Sie kommen allein zur Geltung, wenn Geotropismus und Phototropismus sich entgegenwirken<sup>1</sup>.

<sup>1</sup>) Anmerkung: Das widerspricht der Auffassung Noll's (14), der hierüber sagt: »Die Orientierung der Blüten erfolgt, wie mich Versuche gelehrt haben, zunächst und zwar sehr rasch durch den Geotropismus der Stiele. Invers gestellte Blüten der *Linaria* findet man schon nach wenigen Stunden median gekrümmt« (S. 244). Das dürfte wohl nur für Versuche im Dunkelmraum gelten. Aus den kurzen Ausführungen von Neget (13) geht hervor, daß während der ganzen Entwicklung der Blüte der positive bzw. negative Heliotropismus der ausschlaggebende Faktor für die Bewegung ist, was meinen Befunden entspricht.

Zur Bestätigung dieser Tatsache sei ein Experiment angeführt, das im weiteren Verlauf der Untersuchungen noch einmal herangezogen werden muß.

Eine Pflanze wurde derart auf einem hufeisenförmig ausgeschnittenen Brett orientiert, daß durch einen Spiegel die über den Topfrand hervorstehenden Sprosse von unten beleuchtet werden konnten. Es wurde Tageslicht benützt. Ein über die ganze Pflanze gestülpter schwarzer Pappzylinder, der oben geschlossen war, verhütete Lichteinfall von irgendeiner anderen Seite. Die Sprosse wurden in geeigneter Weise befestigt, um



Abb. 16. *Linaria cymbalaria*. Blühreife Knospe wendet sich dem Licht zu.



Abb. 17. *Linaria cymbalaria*. Älterer Blütenstiel wendet sich im apikalen Teil dem Licht zu.

Bewegungen ihrerseits auszuschließen. Die Blütenstiele, die bei Versuchsbeginn in ihrer normalen Lage standen, also schräg aufwärts, krümmten sich schon nach wenigen Stunden dorsalkonvex dem Lichte zu, um schließlich vertikal nach unten zu sehen. Nur im apikalen Teil des Stieles macht sich eine auffallende dorsalkonvexe Überkrümmung bemerkbar, welche

die Blüte in schräge Lage bringt, die Oberlippe dem Licht zugewendet, Sporn und Unterlippe nach oben gekehrt, also in jene Stellung, die auch unter normalen Verhältnissen dem Licht gegenüber eingenommen wird (Abb. 16). Diese Lage wird beibehalten bis etwa 2 Tage nach der Entfaltung. Dann beginnt die Umstimmungsbewegung im basalen Teil des Stieles. — Stehen die Blüten zu Versuchsbeginn entgegen der normalen Haltung schräg aufwärts mit der Dorsalseite nach unten gekehrt, so erfolgt ventralkonvexe Abwärtsbewegung. Ventralkonvexe Überkrümmungen der Spitze treten nicht ein, sondern es erfolgen dann nachträglich Torsionen des Stieles, die die Blüte wieder mit dem Sporn nach oben wenden. Hatten sich

einige Exemplare schon einige Zeit vor Versuchsbeginn entfaltet, so bewegten sie sich nur noch im apikalen Teil des Stieles dem Lichte zu (Abb. 17).

Da die Bewegungen des Stieles offensichtlich darauf hinwirken, Blüte und Frucht in die ökologisch günstigste Lage zu bringen, fragt es sich, ob in der Blüte selbst das perzipierende Organ für Lichtreize liegt.

Folgender Versuch: Ich schützte die Blüte sorgfältig vor Beleuchtung, während der Stiel einseitig belichtet wurde. Daraufhin reagierten die Stiele in normaler Weise positiv phototropisch während der Blüte-, negativ phototropisch in postfloraler Zeit. Wurde dagegen der Stiel verdunkelt, die Blüte aber dem Licht ausgesetzt, so waren keinerlei Reaktionen zu erzielen. Schon diese Beobachtungen zeigen deutlich, daß das perzipierende Organ für Lichtreize im Stiel selbst sitzt, nicht in der Blüte. Ein anderer Versuch bestätigt diese Tatsache: Werden Knospen- und Blütenstiele dekapitiert und dann aus ihrer normalen Gleichgewichtslage gegenüber dem Lichteinfall gebracht, so stellt sich der Stielstumpf in der kürzesten Zeit wieder in seine alte Lage ein. Dabei ist die Intensität und Geschwindigkeit in keiner Weise beeinflußt.

Zusammenfassend gilt also, daß für die Stielbewegungen in erster Linie phototropische Reaktionen in Betracht kommen, und daß der Stiel selbst Lichtreize perzipiert. Noch nicht erwiesen ist, ob seine verschiedene Stimmung vor und nach dem Abblühen abhängig ist von dem jeweiligen Entwicklungszustand der Blüte.

Neger (13) äußert sich darüber in seiner Biologie der Pflanzen: »Die Umstimmung des Heliotropismus bleibt auch dann nicht aus, wenn keine Befruchtung stattgefunden hat« und an einer anderen Stelle: »der negative Heliotropismus der Früchte von *Linaria cymbalaria* kommt auch dann zur Geltung, wenn die Früchte steril bleiben« (S. 308 und 691). Genauere Angaben über diesbezügliche Beobachtungen und Versuche sind mir nicht bekannt. Es fragte sich, ob bei den betreffenden Objekten die Umstimmungsbewegung vollständig durchgeführt wurde, ferner, ob diese unbefruchteten Blüten von vornherein ohne Bestäubung blieben oder aber, ob der Pollen wohl auf die



Narbe gelangt war, dann aber irgendwie, vielleicht durch ungünstige Witterung, am Wachstum gehindert wurde.

Die Versuchsanordnung der früher besprochenen Pflanzen kam auch bei *Linaria cymbalaria* wieder in Anwendung. Im Freien konnte ich keine mit Sicherheit unbestäubte Blüten finden. Es mußte deshalb an Topfpflanzen wieder künstlich die Bestäubung verhindert werden. Selbstverständlich war bei allen Versuchen, die an Topfpflanzen vorgenommen wurden, normaler einseitiger Lichteinfall vorgesehen. Bei meiner ersten Versuchsreihe glaubte ich durch einfachen Schutz vor Insektenbesuch der Frage näher zu kommen. Bald zeigte es sich, daß bei allen diesen Blüten etwa am 2. Tage nach der Entfaltung die normale Rückkrümmung einsetzte, und daß überall am 8.—10. Tage deutlicher Fruchtausatz, später reife Samen vorhanden waren. Auch hier bei ausbleibender Allogamie Selbst-



Künstlicher  
Einschnitt

Abb. 18. *Linaria cymbalaria*. Blühreife Knospe.

bestäubung! Daraufhin versuchte ich schon im Knospenzustand die Narben abzuschneiden. Die Blüten können aber in so jungem Stadium nur sehr schwer durch einfachen Druck weit genug geöffnet werden, ohne starke Zerreißen der Korolle herbeizuführen. Die Erfahrung lehrte, daß die Schädigung weit geringer, wenn von vornherein zwei kleine seitliche Schnitte in die Blumenkrone geführt werden, die ein leichteres Auseinanderklappen der Ober- und Unterlippe ermöglichen (Abb. 18).

Kontrollversuche überzeugten zuvor, daß Knospen, die auf die angegebene Weise vorbehandelt waren, bei denen aber die Narbe in keiner Weise verletzt war, sich vollständig normal verhielten sowohl in der Blütenentwicklung wie bei den Bewegungen. Ist dagegen ein verändertes Verhalten zu beobachten, wenn die Narbe fehlt?, wenn keine Bestäubung eintritt? Die Entwicklung der Blüte zeigt zunächst keine merkliche Änderung gegenüber der normal bestäubten. In den nächsten 24 Stunden nach der Operation entfaltet sich die Korolle. Nach weiteren zwei Tagen setzt die Umstimmungsbewegung des Stieles im basalen Teil ein und sie schreitet in der üblichen Weise in akropetaler Richtung fort, bis auf einmal am 7. und 8. Tag



Stillstand in der Bewegung eintritt, obwohl der apikale Teil des Stieles noch dem Licht zugewendet ist. Einige Versuchsblüten beginnen am 10., 11. Tag zu welken. Andere bleiben noch wochenlang in dieser Stellung; der Fruchtknoten zeigt keinerlei Wachstum (vgl. Abb. 19). In drei Fällen unter 40 Blüten aber setzte sich die negativ phototropische Bewegung auch in den Spitzenteil fort. Weitere Beobachtung zeigte bei diesen Ausnahmen starkes Schwellen des Fruchtknotens. Und bei der mikroskopischen Untersuchung fand ich mindestens einige reife Samen mit normalem Embryo. Ob in diesen Fällen

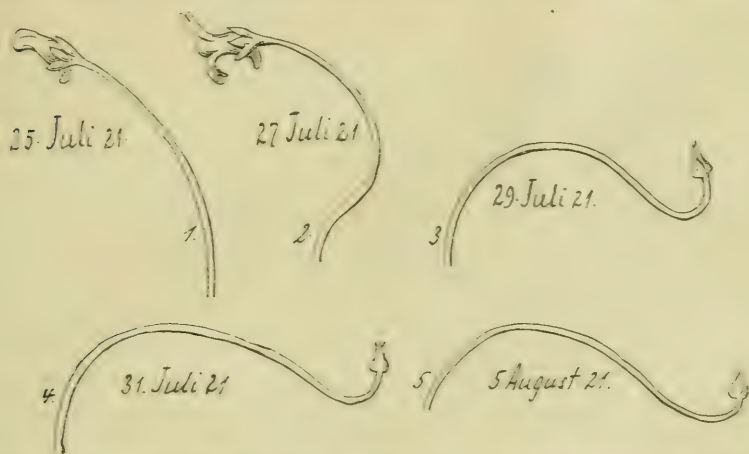


Abb. 10. Stielbewegungen einer *Linaria*-Blüte, deren Narbe im Knospenzustand, am 25. Juli 1921, entfernt wurde.

eine Narbenregeneration vorliegt und damit Selbstbestäubung ermöglicht wurde, ob einige Pollenkörner es vermochten in den Griffelstumpf einzudringen oder ob endlich natürliche Parthenokarpie vorliegt, vermag ich nicht zu sagen.

Jedenfalls war mir hier durch die Natur ein willkommener Kontrollversuch gegeben, der mir zeigte, daß nicht der operative Eingriff als solcher eine Hemmung in der Bewegung bewirkt, sondern daß lediglich die fehlende Bestäubung oder Befruchtung den Ausschlag gibt für das merkwürdige Verhalten des apikalen Stielteiles.

Bei der nächsten Versuchsreihe wurde noch einmal die Bestäubung verhindert, jetzt durch Entfernen der Staubbeutel im

Knospenzustand. Auch hier mußte die Blumenkrone durch kleine Schnitte zuvor weiter geöffnet werden. Um Fremdbestäubung zu verhüten, wurde über die ganze Pflanze eine ausgesteifte Gazehülle gestülpt. Das Ergebnis war dasselbe wie beim vorigen Experiment. Abb. 20 mag einen Vergleich ermöglichen. Auffallend war nur, daß bei diesen Blütenstielen gelegentlich seitliche Krümmungen vorkamen, Bewegungen, die also nicht in der Medianebene der Blüte ausgeführt wurden. Sie konnten bei der Profilzeichnung nicht zur Darstellung gebracht werden. Es handelt sich hier wohl um

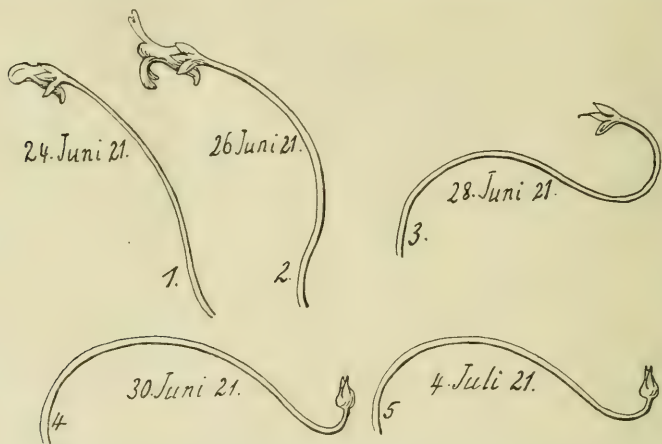


Abb. 20. Stielbewegungen einer *Linaria*-Blüte, deren Antheren im Knospenzustand, am 24. Juni 1921, entfernt wurden.

Störungen der inneren Dorsiventralität, hervorgerufen durch das Fehlen des Andröceums. Durch diese Krümmungen wurde aber die eigentliche Umstimmungsbewegung nicht wesentlich beeinflusst. Etwa am 9. Tage nach der Entfaltung war der Stiel, abgesehen vom apikalen Teil, auch hier dem Dunkeln zugewendet. Einige Exemplare welkten allerdings schon vorzeitig.

Für diesen Versuch war noch eine Kontrolle nötig, die zeigen mußte, inwieweit etwaiger Wundreiz Hemmungen in der Bewegung hervorruft. Das zu untersuchen, entfernte ich wieder frühzeitig die Antheren, schützte sorgfältig vor Insektenbesuch und bestäubte dann künstlich am ersten Tag nach der

Blütenentfaltung. Abb. 21 zeigt, daß in diesem Fall die negativ phototropische Bewegung ganz normal durchgeführt wird, auch der apikale Teil ist jetzt in die Bewegung mit einbezogen. Die vorherige Operation wirkt in keiner Weise hemmend.

So geht aus allen Experimenten deutlich hervor, daß die Umstimmungsbewegung wohl normal einsetzt auch bei unterbleibender Bestäubung und Befruchtung, daß sie aber nie bis ins äußerste Stielende fortschreitet.

Noch steht die Frage offen, ob nicht irgendein Teil der

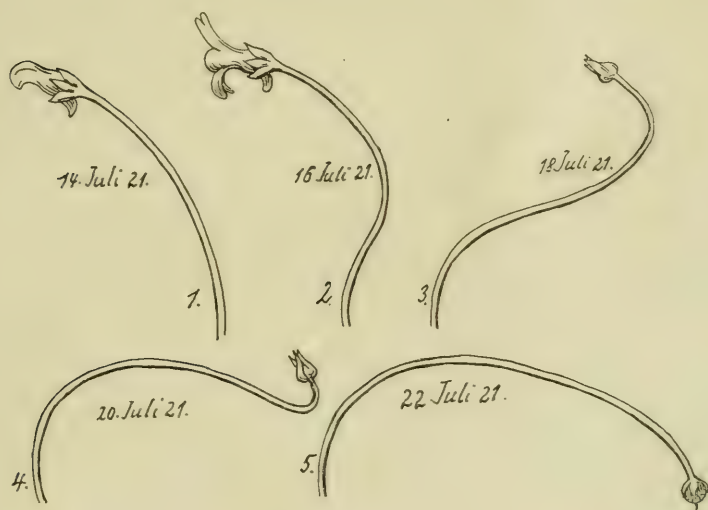


Abb. 21. Stielbewegungen einer *Linaria*-Blüte, die künstlich bestäubt wurde, nachdem im Knospenzustand, am 14. Juli 1921, die Antheren entfernt worden waren.

Blüte zu einer bestimmten Zeit seiner Entwicklung, ganz unabhängig von Bestäubung oder Befruchtung, die Umstimmung auslöse. Deshalb wurden bei blühreifen Knospen versuchsweise die Korollen entfernt, wobei allerdings die Antheren nicht geschont werden konnten. — Bei einer zweiten Gruppe wurden die Kelchblätter am Grunde abgeschnitten. Und noch anderen nahm ich Kelch- und Blumenblattkreis. — Bei der Kleinheit der Objekte ging es nicht an, auch die Samenanlagen gesondert zu entfernen, ohne die übrigen Blütenteile zum größten Teil mit wegzunehmen. Deshalb versuchte ich sie wenigstens durch

Nadelstiche zu verletzen. Der Erfolg war bei all diesen Versuchsreihen derselbe. Die Umstimmung setzte zur üblichen Zeit ein und wurde bis zum äußersten Ende fortgeführt, wenn Bestäubung gewährleistet wurde; sie kam dagegen vor dem apikalen Teil zum Stillstand, wenn Befruchtung unmöglich war. In manchen Fällen war die innere Dorsiventralität wieder gestört, und sehr häufig trat frühzeitiges Welken ein. Ein direkter Zusammenhang der beginnenden Umstimmung mit der Entwicklung irgendeines Blütenteiles scheint also nicht vorzuliegen.

Aus früheren Beobachtungen ist bekannt, daß auch der dekapitierte Stiel noch positiv phototropisch reaktionsfähig ist während der Knospen- und Blütezeit. Deshalb wurde jetzt versucht, ob die negativ phototropische Bewegung vollständig unabhängig von der Gegenwart der Blüte einsetzt. Zahlreiche Knospen und Blüten wurden dicht unter dem Fruchtknoten abgeschnitten. Und wieder setzte die Umstimmung im Stiel zu der üblichen Zeit ein, allerdings oft verlangsamt. Ein Teil der Stielstumpfe zeigte gar keine Bewegung mehr. Immerhin sah ich doch bei einem großen Prozentsatz (über 50 %) die Rückkrümmung. Es scheint sogar, als ob bei einigen Stielen auch der apikale Teil mit in die Bewegungen einbezogen würde. Genaue Beobachtungen mittels Tuschemarken zeigen aber, daß gerade im apikalen Teil starke Schrumpfunen und Welkungserscheinungen eintraten nach der Dekapitation. So darf auch aus diesem Versuch wohl nur entnommen werden, daß die Umstimmung beginnt auch beim dekapitierten Stiel. Über die apikale Zone läßt sich hieraus nichts entnehmen. — Nebenbei sei bemerkt, daß keinerlei gesetzmäßige Verschiedenheit in der Bewegungsfähigkeit der schon im Knospenzustand dekapitierten Stiele oder der erst am Ende der Blütezeit operierten Stiele zu bemerken war.

- Alles spricht dafür, daß wir am Stiel zwei verschieden
- reagierende Bewegungszonen unterscheiden müssen, eine größere basale, deren postflorale Bewegung sicherlich in gar keinem Zusammenhang steht mit irgendeinem Teil der Blüte oder gar mit der Bestäubung, dann eine kleinere apikale Zone, bei der ebenso deutlich eine gewisse Korrelation zwischen ihrer negativ-phototropischen Bewegung und der Bestäubung



besteht. Welcher Art ist diese Beziehung? Ist das Pollenschlauchwachstum oder die eigentliche Befruchtung der maßgebende Faktor?

In derselben Weise wie bei den schon besprochenen Arten belegte ich die Narbe mit arteigenem Pollen, nachdem Fremd- und Selbstbestäubung auf die übliche Art verhindert worden war. Zu verschiedenen Zeiten wurden dann die Griffel dicht über dem Fruchtknoten abgeschnitten. Wie zu erwarten war, setzte bei allen diesen Versuchsobjekten die postflorale Krümmung ein. Sie griff aber nur dann auch in den Spitzenteil des Stieles über, wenn Befruchtung vorlag, wenn später reife Samen zu finden waren. Hatte der Pollen aber nur das Griffelgewebe durchwachsen, ohne noch vor der Operation die Samenanlagen zu erreichen, so wurde die Rückkrümmung genau wie bei unbestäubten Blüten nur teilweise durchgeführt. — Während also entgegen den früher untersuchten Pflanzen die Umstimmungsbewegung bei *Linaria cymbalaria* im größten Teil des Stieles unabhängig von Bestäubung oder Befruchtung verläuft, steht die negativ phototropische Reaktion des apikalen Teiles in Beziehung zum eigentlichen Befruchtungsakt, wie das auch für die ganzen Blütenstiele von *Digitalis* und *Althaea* gefunden wurde. Physiologisch dürfte also nur diese äußerste Zone des *Linaria*-Stieles den Blütenstielen der anderen Arten gleichwertig sein. Auffallend ist dabei, daß wir es bei *Digitalis* und *Althaea* mit Blütentrauben zu tun haben. *Linaria cymbalaria* dagegen hat Einzelblüten. Sollten frühere Generationen des Zymbelkrautes auch einen zusammengesetzten Blütenstand gehabt haben? Die meisten anderen *Linaria*-Arten weisen tatsächlich Blütentrauben auf. Vielleicht dürfte dann der apikale Teil unseres Blütenstieles nicht nur physiologisch, sondern auch morphologisch den *Digitalis*- und *Althaea*-Stielen gleichgesetzt werden. Die Anatomie von *Linaria* gibt allerdings in keiner Weise Anhaltspunkte für eine derartige Annahme.

Kommen wir noch einmal auf die Befruchtung als Ursache der Umstimmung im apikalen Teil des Stieles bei *Linaria* zurück.

Schon die makroskopische Beobachtung zeigt ein auffallend rasches Wachstum des Stieles eben in der postfloralen Zeit: ähnlich stark ist ein solches nur bei dem jungen Knospenstiel

Tabelle VI. *Linaria cymbalaria*. Wachstumsmessungen am

	Ab- stand	Zuwachs		Ab- stand	Zuwachs		Ab- stand	Zuwachs		Ab- stand	Zuwachs	
		absol.	%		absol.	%		absol.	%		absol.	%
Zeit	11. X. 12 h			12. X. 11 h a. m.			13. X. 10 h a. m.			14. X. 10 h a. m.		
	21	2,5	11,9	23,5	0,5	2,1	24	2,5	10	26,5	0,5	1,9
	22	2	9	24	0,5	2	24,5	2	8,1	26,5	4	15
	23	1	4,2	24	0	0	24	2	8,3	26	5,5	21,2
	23	1	4,2	24	0	0	24	1	4,1	25	5	20
	19	0,5	2,6	19,5	0	0	19,5	1,5	7,6	21	3,5	17
	24	1	4,2	25	0	0	25	1,5	6	26,5	6	22,6
	22,5	1,5	6,6	24	0	0	24	0	0	24	5	21
	35	1	3	36	0	0	36	0,5	1,4	36,5	2,5	6,8
	29	2	7	31	0	0	31	0,5	1,6	31,5	0,5	1,6

der Pflanze zu erkennen. Zur Blütezeit scheint Ruhe einzutreten. So spricht auch Jost (11) in seiner Physiologie (S. 229) von »zwei zeitlich getrennten Wachstumsperioden« der *Linaria*-Stiele. Sollte vielleicht eben durch die Befruchtung erst dieses erneute Wachstum ausgelöst und damit erst die Möglichkeit gegeben werden, die Umstimmungsbewegung auch im apikalen Teil durchzuführen?

Genaue Wachstumsmessungen geben darüber Aufschluß. Die Methode war folgende: Es wurden am Blütenstiel etwa 10 Tuschemarken angebracht, wobei jene Zonen des Stieles, die im Blätterwerk versteckt waren, nicht berücksichtigt wurden, da sie auch für die Bewegungen nicht in Betracht kommen. Die Abstände der Marken voneinander wurden täglich mit dem Horizontalmikroskop (Ablesemikroskop von Leitz) gemessen. Bei den benützten Vergrößerungen machte 1 Teilstrich des Nonius = 0,071 mm natürlicher Größe aus. 0,071 mm ist also die Einheit für meine Messungen. Die Differenz der Ableseungen ergab den absoluten täglichen Zuwachs. Um das Wachstum verschiedener Stiele vergleichen zu können, mußte außerdem der prozentuale Zuwachs der einzelnen Zonen berechnet werden.

Derartige Messungen wurden durchgeführt bei normalem Entwicklungsgang der Blüten, ferner an solchen, bei denen die Bestäubung verhindert war durch Entfernen der Narbe oder der Staubbeutel, und endlich bei Blüten, deren Antheren

Blütenstiel bei normalem Entwicklungsgang der Blüte.

Ab- stand	Zuwachs		Ab- stand	Zuwachs		Ab- stand	Zuwachs		Ab- stand
	absol.	%		absol.	%		absol.	%	
15. X. 10 h a. m.			16. X. 11 h a. m.			17. X. 12 h			18. X. 1 h a. m.
27	—	—	26,5 <sup>1</sup>	7,5	28,3	34	12	35,3	40
30,5	7	23	37,5	9,5	25,3	47	10	20,1	57
31,5	7	22,2	38,5	8,5	22	47	3,5	7,6	50,5
30	7,5	25	37,5	5,5	15	43	0,5	1,1	43,5
24,5	5,5	22,4	30	1,5	5	31,5	0	0	31,5
32,5	6	19	38,5	0	0	38,5	0	0	38,5
29	2	7	31	0	0	31	0	0	31
39	2,5	6,2	41,5	0	0	41,5	0	0	41,5
32	0	0	32	0	0	32	0	0	32

schon im Knospenzustand entfernt wurden, die ich aber dann künstlich bestäubte. Ein glücklicher Zufall ließ mich bei den Messungen auch an eine jener Blüten geraten, die, obwohl ihre Narbe frühzeitig entfernt wurde, dennoch Frucht ansetzte. Als Ergänzung zum normalen Entwicklungsgang wurden endlich noch junge Knospen in ihrem Wachstum beobachtet bis zum Stadium der blühreifen Knospe. Eine und dieselbe Blüte vom jungen Knospenzustand an bis zur Fruchtreife messend zu verfolgen, ging nicht an, da, infolge der starken Streckung der zweimaligen Wachstumsperiode, die Tuschemarken zum größten Teil abfielen.

Tabelle VI soll an einem Beispiel zeigen, in welcher Weise die Messungen und Berechnungen durchgeführt wurden. Die übrigen Tabellen können wegen des beschränkten Raumes nicht wiedergegeben werden.

Um einen rascheren und leichteren Vergleich der Versuche untereinander zu ermöglichen, wurde der prozentuale Zuwachs, der sich bei den Ablesungen ergab, graphisch dargestellt. Ich teilte zu diesem Zwecke den Stiel nur in 5 Zonen, um das Bild übersichtlich zu machen. Die durch die Tuschemarken bezeichneten Abstände, die dabei zusammengefaßt wurden, sind in der Zahlen-Tabelle je mit einer vertikalen Klammer versehen. So stellt also je eine Kurve den Zuwachs einer bestimmten Zone des Stieles dar, wobei auf der Abszissenachse

<sup>1)</sup> Tuschemarke abgefallen; durch neue ersetzt.



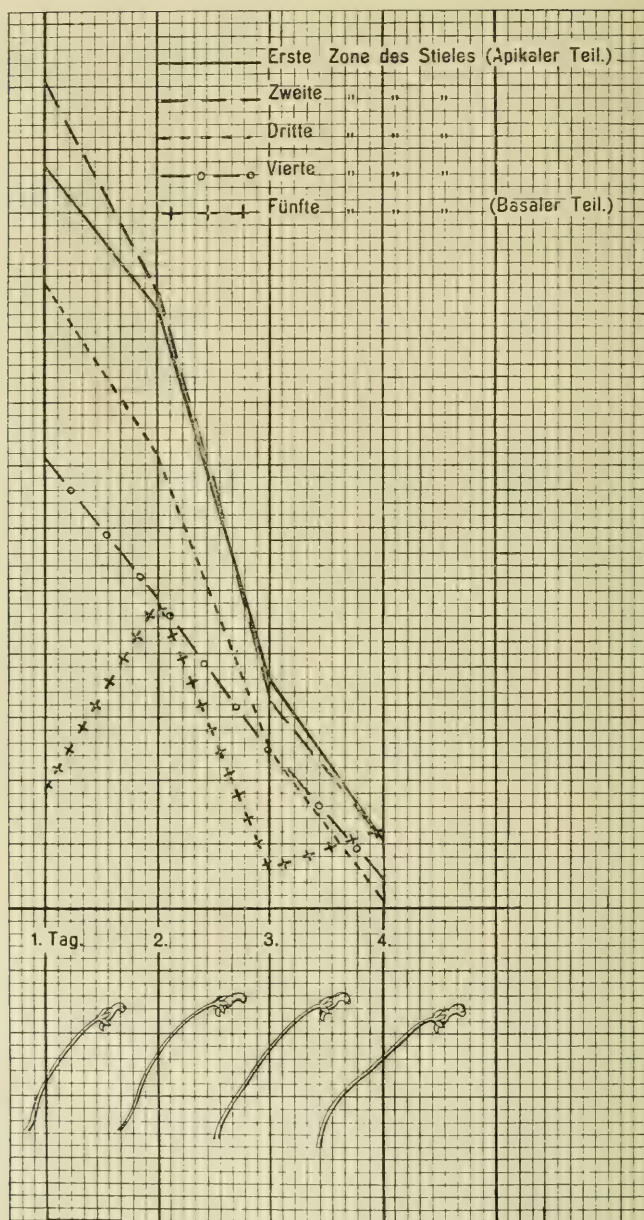


Abb. 22. *Linaria cymbalaria*. Prozentualer Zuwachs der einzelnen Zonen am jungen Knospenstiel.



die Zeit, auf der Ordinatenachse der Zuwachs in  $\%$  angegeben ist (Abb. 22 bis 28).

Dabei zeigt sich zunächst, wenn wir den normalen Ent-

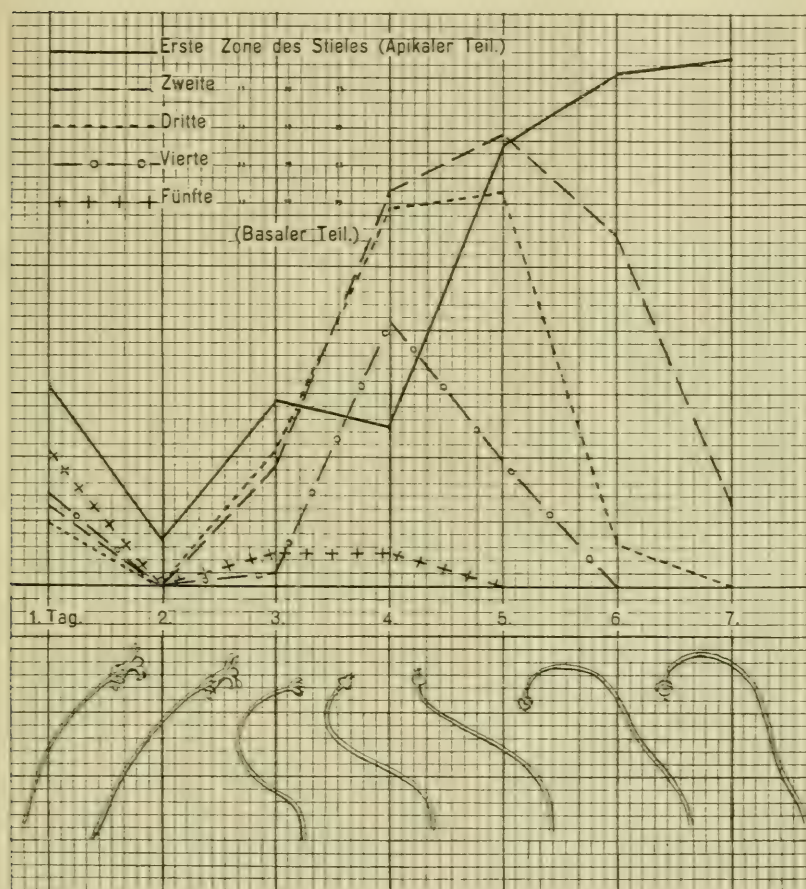


Abb. 23. *Linaria cymbalaria*. Prozentualer Zuwachs der einzelnen Zone eines Blütenstieles bei normaler Entwicklung. Graphisches Bild zu Tabelle VIII.

wicklungsgang der Knospe und Blüte betrachten (Abb. 22, 23, 24), eine außerordentlich starke Wachstumsperiode bei der jungen Knospe, und dann wieder bei der reifenden Frucht, beginnend etwa mit der Zeit der Umstimmungsbewegung. Jedesmal

findet sich das stärkste Wachstum im apikalen Teil des Stieles. Zwischen beiden Perioden tritt nahezu Stillstand im Wachstum

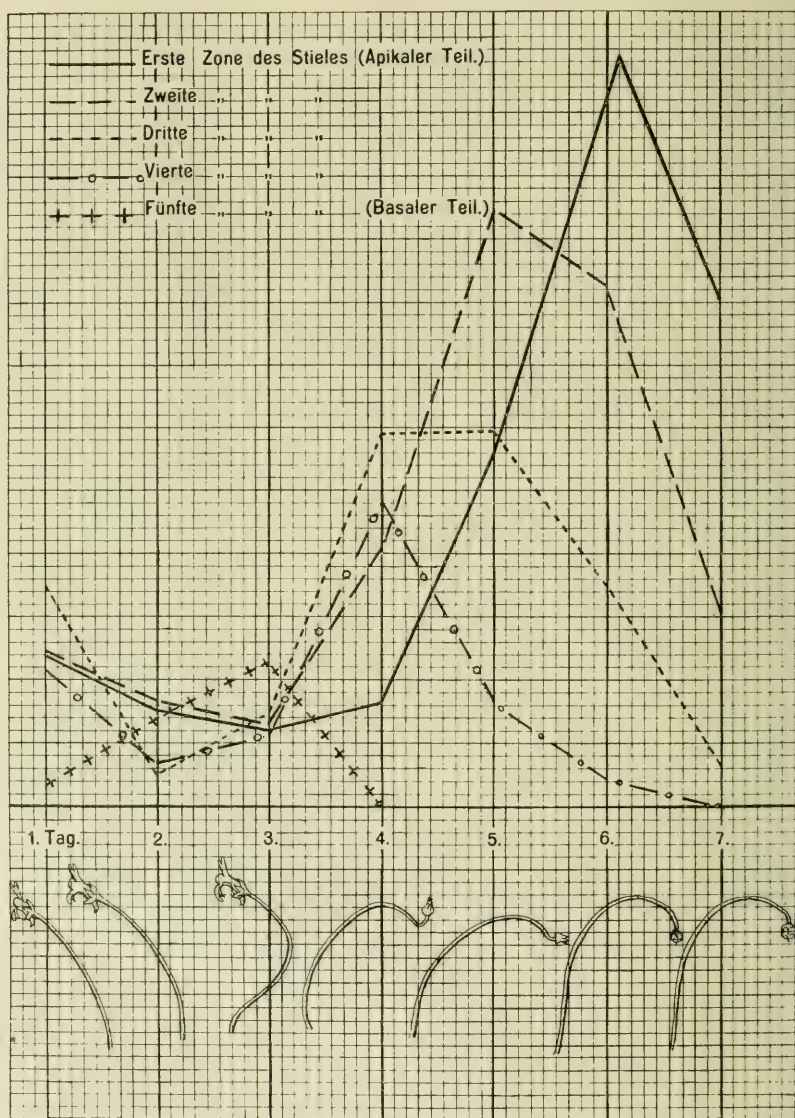


Abb. 24. *Linaria cymbalaria*. Prozentualer Zuwachs der Blütenstielzonen bei normaler Entwicklung.

ein, wie das sehr deutlich in Abb. 23 hervortritt. Daß im normalen Entwicklungsgang individuelle Verschiedenheiten vorhanden sind, zeigt ein Vergleich von Abb. 23 und 24. Aber trotz dieser Abweichungen kommen bestimmte Gesetzmäßigkeiten sehr deutlich zum Ausdruck. Vor allem auffallend ist, daß in der postfloralen Zeit das Wachstumsmaximum der verschiedenen Zonen nicht in dieselbe Zeit fällt. Die basalen Teile beginnen zuerst mit dem verstärkten Wachstum und dann erst folgen die weiter nach der Spitze gelegenen Partien. Die nahe Beziehung dieser Wachstumsperiode zur Umstimmungsbewegung, die ja auch im basalen Teil beginnt, ist offensichtlich. Schon hier sei aber darauf hingewiesen, daß der apikale Teil, gerade in dieser Zeit der beginnenden Umstimmung, trotz seines recht minimalen Wachstums, sich in früheren Versuchen noch als positiv phototropisch reaktionsfähig erwies. Ich verweise auf den Versuch (S. 656), bei dem die *Linaria*-Stiele von unten beleuchtet wurden. In Abb. 17 ist gerade eine solche Blüte dargestellt, die sich im Spitzenteil noch dem Licht zuwendet, obwohl beim Versuchsbeginn im basalen Teil schon die Umstimmung begonnen hatte. Der auffallende Parallelismus der Rückkrümmung und der postfloralen Wachstumsperiode, wie sie in den beiden Tabellen zum Ausdruck kommt, darf also lediglich so aufgefaßt werden, daß das vermehrte akropetal fortschreitende Wachstum die Umstimmungsbewegung unterstützt, nicht aber so, als ob erst durch dieses Wachstum die Möglichkeit zur Reaktion gegeben wird. Es scheint, als ob die beiden Faktoren, erneutes Wachstum und Umstimmung, etwa zu gleicher Zeit ausgelöst werden, ohne aber in notwendiger kausaler Verbindung zu stehen.

Vergleichen wir diese normalen Verhältnisse mit Abb. 25. Die Bestäubung wurde verhindert durch Abschneiden der Antheren. Die postflorale Wachstumsperiode beginnt daraufhin 1—2 Tage später, setzt dann aber ganz normal im basalen Teil des Stieles ein. Kurve 3, 4 und 5 erreichen nahezu dasselbe Maximum wie bei normalen Blüten. Anders im apikalen Teil: Schon Zone 2 ist außerordentlich geschwächt im Wachstum. Und in Zone 1 ist nahezu Stillstand eingetreten. Die postflorale Wachstumsperiode bleibt hier aus.



Unter solchen Umständen scheint es sehr begreiflich, daß eben der apikale Teil des Stieles nicht mehr an der Umstimmungsbewegung teilnehmen kann. Aber gerade nach dem vorhin Gesagten muß ich hier zur Vorsicht mahnen: Wohl kann ohne Wachstum keine Reaktion erfolgen. Aber es ist sehr gut möglich, daß der Spitzenteil gar nicht negativ photo-

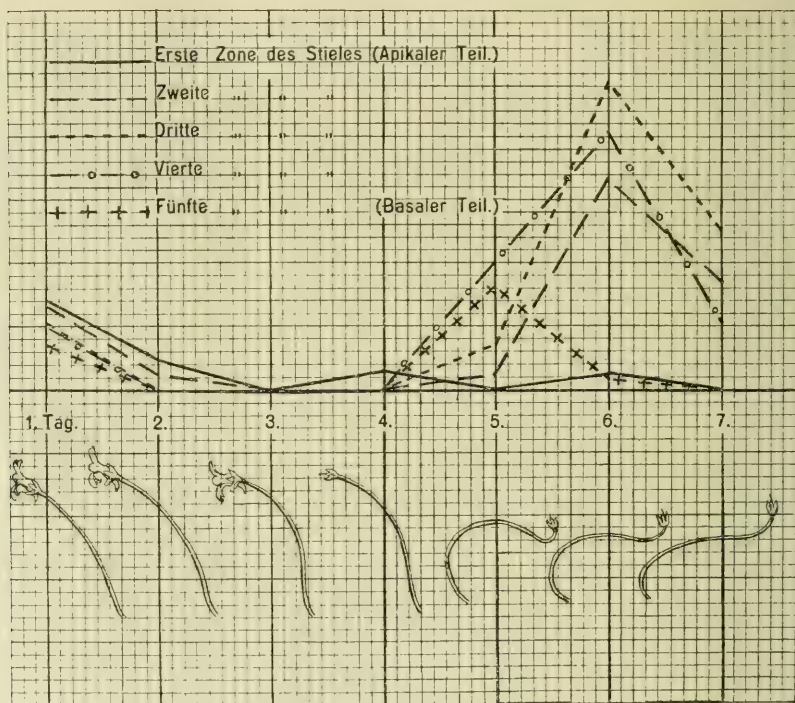


Abb. 25. *Linaria cymbalaria*. Prozentualer Zuwachs der einzelnen Zonen des Blütenstieles nach Entfernung der Staubbeutel.

tropisch gestimmt ist, daß er Lichtreize überhaupt nicht mehr perzipieren kann. Es kann sein, daß bei ausbleibender Befruchtung sowohl die Umstimmung, wie erneutes Wachstum im Spitzenteil nicht mehr ausgelöst wird.

Wird dagegen nach dem Entfernen der Pollensäcke künstlich bestäubt, so setzt die postflorale Wachstumsperiode in allen Teilen des Stieles normal ein (Abb. 26).



Wurde schon frühzeitig die Narbe entfernt, so beobachtet man wieder eine starke Hemmung im Wachstum (Abb. 27). Von einer Gesetzmäßigkeit kann hier nicht mehr die Rede

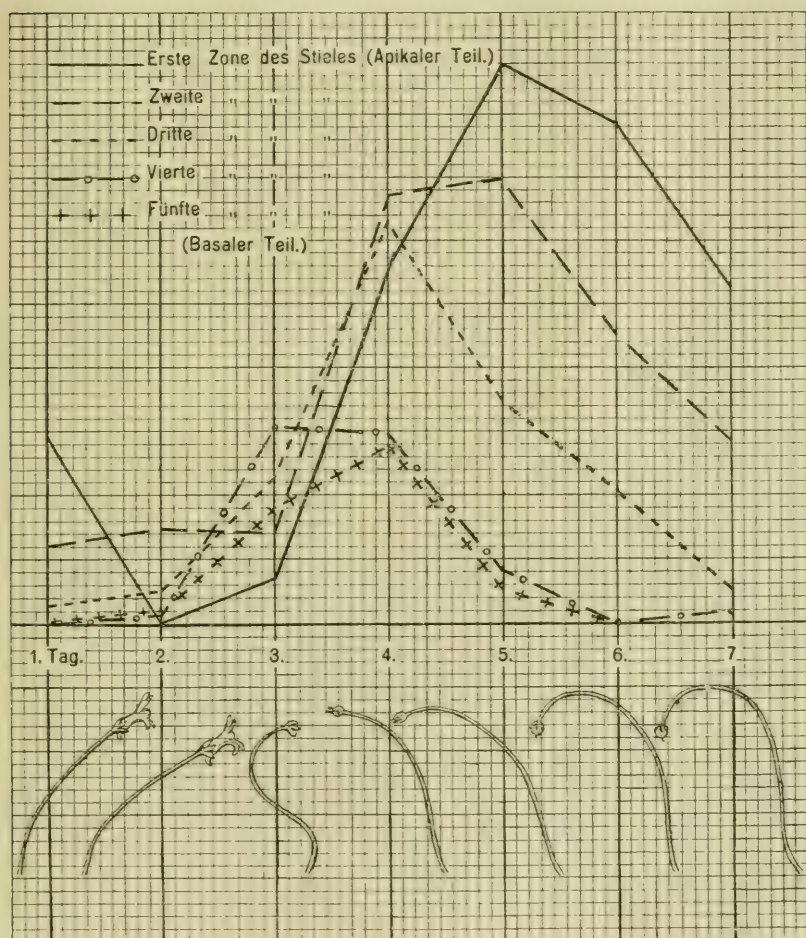


Abb. 26. *Linaria cymbalaria*. Prozentualer Zuwachs des Blütenstieles, wenn die Antheren frühzeitig entfernt und die entfaltete Blüte künstlich bestäubt wurde.

sein. Die verschiedenen Zonen zeigen noch einmal ein regelloses An- und Absteigen, bis nach etwa 5—6 Tagen nahezu überall Stillstand eingetreten ist. Da aber gerade hier im api-

kalen Teil an den ersten Tagen noch recht starkes Wachstum vorhanden ist, die Umstimmungsbewegung aber doch nur in der basalen Zone beginnt, so sehe ich in diesem Versuch den Beweis für die vorhin erwähnte Annahme, daß das erneute Wachstum nicht der einzige Faktor ist, der notwendig ist, um die Rückkrümmung zu ermöglichen, sondern daß die negativ

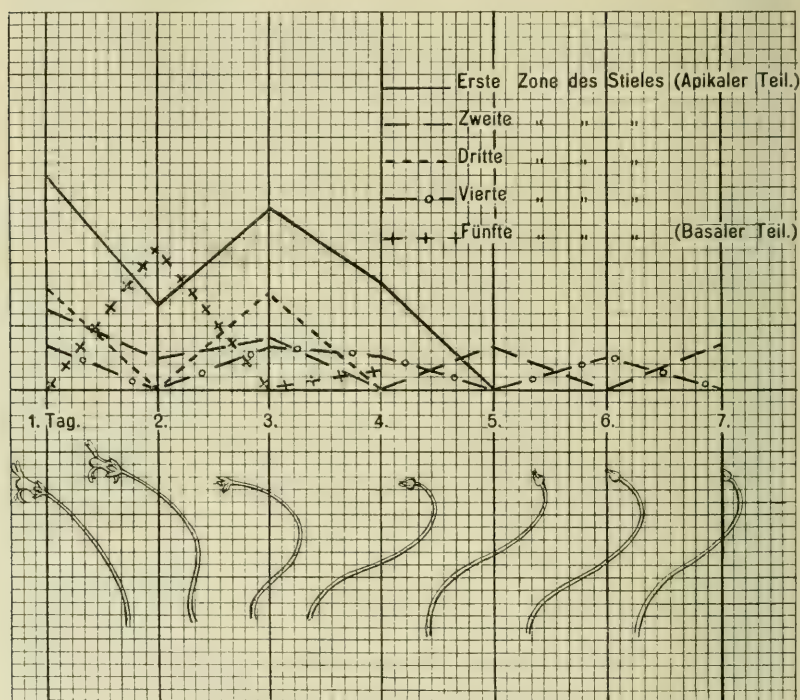


Abb. 27. *Linaria cymbalaria*. Prozentualer Zuwachs der Zonen des Blütenstieles nach Entfernung der Narbe.

phototropische Stimmung des Stieles im Spitzenteil erst durch die Befruchtung ausgelöst werden muß.

Wie zu erwarten, sind die Verhältnisse nahezu normal, wenn trotz dem Entfernen der Narben dennoch Fruchtsatz vorliegt (Abb. 28).

So geht aus all diesen Messungen deutlich hervor, daß erst durch die Befruchtung das postflorale Wachstum im apikalen Teil des Stieles ausgelöst wird, und daß damit eine notwendige

Vorbedingung für die Bewegung in der Nachblütezeit gegeben ist, zu der dann allerdings die negativ phototropische Stimmung des Stieles hinzu kommen muß.

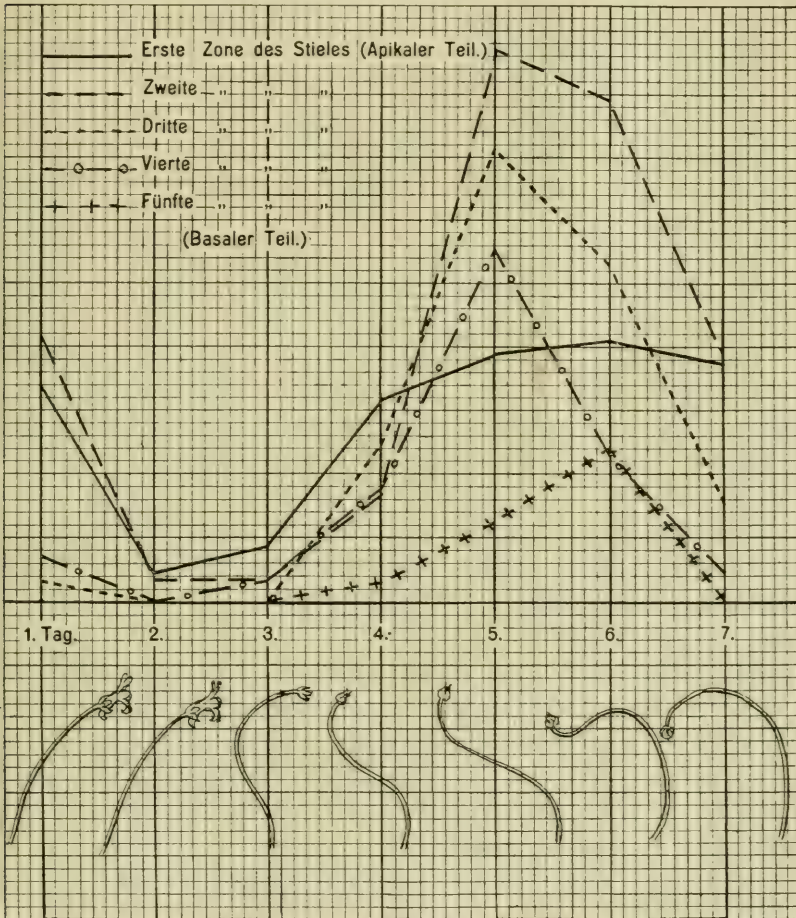


Abb. 28. *Linaria cymbalaria*. Prozentualer Zuwachs der Zonen des Blütenstieles nach Entfernung der Narbe, wenn dennoch Fruchtsatz eintrat.

Wieder zeigt sich auch bei diesen Versuchen, daß wir es bei *Linaria* mit zwei physiologisch ungleichen Zonen des Stieles zu tun haben; die eine steht in ihrem Verhalten in direkter Abhängigkeit von der Blüte, die andere vermag selbständig zu wachsen und zu reagieren.



## Zusammenfassung der Hauptergebnisse.

Für die postflorale Umstimmungsbewegung der Blütenstiele bei *Digitalis purpurea*, *Digitalis ambigua* und *Althaea rosea* ist der Befruchtungsakt notwendige Voraussetzung.

Sowohl arteigener wie fremder Pollen lösen die Umstimmung aus, vorausgesetzt, daß Befruchtung gewährleistet wird.

Mechanische Beeinflussung der Narbe oder Bestäubung mit artfremdem Blütenstaub, der wohl keimt, aber nicht bis zu den Samenanlagen vorzudringen vermag, löst keinerlei Bewegung des Stieles aus.

Desgleichen unterbleibt die Umstimmung, wenn arteigene Pollenschläuche nur das Griffelgewebe durchwachsen, die Befruchtung aber hinten gehalten wird.

Ganz dieselbe Gesetzmäßigkeit besteht auch für die apikale Blütenstielzone bei *Linaria cymbalaria*. Erst die Befruchtung löst die Umstimmung im Spitzenteil aus und sie ist auch notwendige Vorbedingung für das erneute Wachstum im apikalen Teil des Stieles.

Der basale Teil des *Linariastieles* dagegen vermag ganz unabhängig von der Entwicklung der Blüte die Umstimmungsbewegung auszuführen.

---

Die Anregung zu dieser Arbeit gab mir mein verehrter Lehrer Herr Geheimer Rat Prof. Dr. Oltmanns, dem ich an dieser Stelle meinen Dank ausspreche für seine rege Teilnahme und seine Unterstützung. Desgleichen habe ich Herrn Prof. Dr. Noack und Herrn Dr. Rawitscher für ihr Interesse und ihre Bemühungen zu danken.

Freiburg i. B., Botanisches Institut, März 1922.

---

## Zitierte Literatur.

1. Bannert, Otto, Über den Geotropismus einiger Infloreszenzachsen und Blütenstiele. Beitr. z. allg. Bot. 1918. 1.
2. Correns, Über experimentelle Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses. Besprochen in den Naturwissenschaften. 1922. X. Jahrg. 3.
3. Fitting, Hans, Die Beeinflussung der Orchideenblüten durch die Bestäubung und durch andere Umstände. Zeitschr. f. Bot. 1909a. 1.



4. Fitting, Hans, Entwicklungsphysiologische Probleme der Fruchtbildung. Biolog. Zentralbl. 1909b. 29.
5. —, Weitere entwicklungsphysiologische Untersuchungen an Orchideenblüten. Zeitschr. f. Bot. 1910. 2.
6. —, Untersuchung über die vorzeitige Entblätterung von Blüten. Jahrb. f. wiss. Bot. 1911. 49.
- 7.<sup>1</sup> —, Über den Einfluß des Lichtes und der Verdunklung auf die Papaver-Schäfte. Ebenda. 1922. 61.
8. Haase-Bessell, Gertraud, Digitalisstudien I. Zeitschr. f. induct. Abstammgs.-u. Vererb.-Lehre. 1916. 16.
9. —, Digitalisstudien II. Ebenda. 1921. 27.
10. Knuth, P., Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig. 1898. II. 1.
11. Jost, Ludwig, Pflanzenphysiologie. Jena. 1917.
12. Laibach, Die Bedeutung der Narbe und des Griffels für die Blütenentwicklung von *Origanum vulgare*. Ber. d. d. bot. Ges. 1920. 38.
13. Neger, Biologie der Pflanzen. Stuttgart. 1913.
14. Nall, Fr., Normale Stellung zygomorpher Blüten. Arbeiten des bot. Inst. Würzburg. 1885.
15. Oehlkers, Fr., Zur reizphysiologischen Analyse der postfloralen Krümmungen des Blütenstieles von *Tropaeolum majus*. 1. vorläufige Mitteilung. Ber. d. d. bot. Ges. 1920. 38.
16. —, Dasselbe. 2. vorläufige Mitteilung. Ebenda. 1921. 39.
- 17.<sup>1</sup> —, Die postfloralen Krümmungen des Blütenstieles von *Tropaeolum majus* und das Problem der Umstimmung. Jahrb. f. wiss. Bot. 1922. 61.
18. Pladeck, Fr., Der anatomische Bau gamo- und karpotropisch beweglicher Blütenstiele. Dissertation. Breslau. 1909.
19. Scholtz, M., Die Nutation der Blütenstiele der Papaver-Arten und der Sproßenden von *Ampelopsis quinquefolia*. Cohns Beiträge zur Biologie d. Pfl. 1892. 5.
20. —, Orientierungsbewegungen des Blütenstieles von *Cobaea scandens*. Ebenda. 1893. 6.
21. Schulz, Helene, Über Korrelationen zwischen den Blütenteilen und den geotropischen Bewegungen der Blütenschäfte, nach Untersuchungen insbesondere an *Papaver*. Jahrb. f. wiss. Bot. 1921. 60.
22. Vöchting, H., Die Bewegungen der Blüten und Früchte. Bonn. 1882.
23. Wiesner, Über den Einfluß der Schwerkraft auf die Richtung der Pflanzenorgane. Sitzgsber. d. kaiserl. Akad. d. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. 1902. 111.

<sup>1</sup>) Diese beiden Schriften erschienen erst nach Beendigung der vorliegenden Arbeit.



## Besprechungen.

**Küster, E.,** Botanische Betrachtungen über Alter und Tod.

Abhandl. z. theoret. Biologie. Gebr. Bornträger, Berlin. 1921. 1—44.

Verf. vergleicht zunächst Tiere und Pflanzen hinsichtlich des von ihnen zu erreichenden Alters und hebt von neuem hervor, daß die zwischen ihnen hinsichtlich des ungleich höheren Alters vieler Gewächse bestehende große Verschiedenheit in derjenigen ihrer Organisation begründet ist, da die Pflanze als »offenes System« ein beinahe unbegrenztes Wachstum haben kann und niemals einen Zustand zu erreichen braucht, in welchem sie als ausgewachsen (wie ein Tier) zu bezeichnen wäre. Die Möglichkeit, wie an den Vegetationspunkten von Sprossen und Wurzeln der Pflanzen eine beinahe ungehemmte Zuwachstätigkeit zu entfalten, fehlt den Tieren und sie pflegen daher nach einer gewissen Zeit (als »geschlossene Systeme«) ihr Wachstum abzuschließen, also einen Zustand des Angewachsenseins zu erlangen. Freilich rettet die ewige Jugend der Sproß- und Wurzelspitzen auch die langlebigsten Gewächse nicht vor Alter und Tod, denn abgesehen von allen möglichen Schädlichkeiten organischer und anorganischer Natur wird durch die eigene Lebenstätigkeit und das Wachstum vieljähriger Gewächse ihr Ende vorbereitet. Der Widerstand gegen Luftströmungen, das zunehmende Gewicht des Vegetationskörpers, dessen Versorgung mit Wasser und gelösten Stoffen, sowie verschiedene andere Ursachen verhindern am Ende bei sehr hochgewachsenen Bäumen das Weiterwachsen und die weitere Existenz. — Könnte ein Sproß unter stets gleichbleibenden Bedingungen weiterwachsen, so würde sein Wachstum und sein Leben möglicherweise unbegrenzt fort dauern. Diese Bedingungen scheinen bei den im Boden horizontal fortwachsenden Sprossen, den Rhizomen, gegeben zu sein und doch muß auch bei ihnen von einem, wenigstens teilweisen, Altern gesprochen werden, denn wenn sie auch unbegrenzt weiterzuwachsen scheinen und vorn immer neue Teile bilden, sterben indessen hinten die alten Teile ab und verfallen dem Tode. So bewahrt ein Rhizom ungefähr seine Länge und es soll nichts davon bekannt sein, daß ihm nach Ablauf einer bestimmten

Zeit Alter und Tod nahe, nichtsdestoweniger möchte man doch geneigt sein, dies anzunehmen.

Verf. wirft die Frage nach den Alterserscheinungen bei den Pflanzen auf und betont, daß ein Pflanzenkörper, der an hunderttausend Spitzen sein Wachstum fortsetzt und an ihnen fortwährend neue junge Organe hervorbringt, in ganz anderem Sinne altert als eine geschlossene Tierform. Im Zusammenhang mit der Fähigkeit zum dauernden Hervorbringen neuer Teile steht das bei den Pflanzen besonders stark entwickelte Altern und Zugrundegehen gewisser Bestandteile des Pflanzenkörpers wie der Blätter, vieler Haare, Gefäße, Holzfasern usw. — Anzeichen des Alterns sind in abweichenden Strukturen alter Zellen nachzuweisen, so in den Membranen, im protoplasmatischen Wandbelag, in der Beschaffenheit der Chromatophoren, in der Anhäufung von Stoffwechselprodukten usw. Junge Organe assimilieren intensiver als alte, junges Meristem ist leistungsfähiger als dasjenige alter Individuen. Derartige Schlüsse sind aus dem Verhalten mancher Gewächse zu ziehen, so zeigt die Edeltanne, bis zum 15. Lebensjahr ein nur geringes Längenwachstum, dann steigert sich dieses bis zum 100. Jahr und sinkt wieder, bis der Baum ungefähr im Alter von 200 Jahren sein Höhenwachstum abgeschlossen hat. So nimmt die Breite der Jahresringe eine Reihe von Jahren hindurch zu, bleibt eine Zeitlang die gleiche, um später wieder zurückzugehen. Verf. ist der Meinung, daß Erscheinungen, die sich als Anzeichen des Alterns auffassen lassen, in großer Menge anzuführen wären, inwieweit sie allerdings den physiologischen Tod des alternden Organismus vorbereiten, dürfte sich nur mit Schwierigkeit entscheiden lassen.

Weiter wird die Frage des Alterns an dem Verhalten verschiedener Pflanzenteile, z. B. der Blätter, besprochen, die bei verschiedenen Pflanzen, auch beieinander verhältnismäßig nahestehenden, ein recht verschiedenes Alter erlangen, das bei manchen Bäumen und Sträuchern zwischen wenigen Monaten und mehreren Jahren schwankt: bei *Picea excelsa* werden 4—6, *Abies pectinata* 5—7, *Abies pinsapo* sogar 12 Jahre als das von den Nadeln zu erreichende Alter angegeben. Welche Rolle die äußeren Lebensumstände dabei spielen, zeigt sich bei der Fichte, deren Nadeln bei einer Meereshöhe von 230 m ein Alter von 4—6, bei 600 m ein solches von 7—8 Jahren erreichen, bei 1400 m 9 Jahre und bei 1750 m sogar 10—13 Jahre alt werden sollen. Noch bemerkenswerter ist, daß sie bei *Pinus montana* in der Jugendzeit des Baumes etwa  $5\frac{1}{2}$ , in seinem Alter dagegen  $7\frac{1}{2}$  Jahr alt werden, wie sich auch die Nadeln hinsichtlich des von ihnen erreichten Alters bei manchen Koniferen danach verschieden

verhalten, ob sie einem Haupt- oder Seitentrieb angehören, indem die ersteren weniger lange, die letzteren länger aushalten. Hier wären es also verschiedene Ernährungszustände in verschiedenen Regionen des Pflanzenkörpers, wie man es von der Wipfeldürre kennt, die das Absterben gewisser Teile der Pflanze herbeiführen, eine für das Altern des Gesamtorganismus immerhin beachtenswerte Frage.

Bekanntermaßen kann die Trennung von Teilen des Pflanzenkörpers auf deren weitere Entwicklung günstig einwirken und geradezu verjüngend wirken, wie es die Stecklinge zeigen, so lassen sich abgeschnittene Epheublätter, die sonst etwa 28 Monate gelebt hätten, nicht weniger als 7 Jahre in der Stecklingskultur am Leben erhalten; Begonienblätter, die am Stock vertrocknet wären, bringen am Boden eine Fülle neuer Sprosse hervor. Andere Beispiele dafür gibt es mehr. Im Zusammenhang damit stellt der Verf. fest, daß nicht nur das Protoplasma der Vegetationspunktzellen die Anwartschaft auf Unsterblichkeit in sich trägt, sondern auch die Zellen anderer, sogar kurzlebiger Pflanzenteile, wie es die Blätter sind. Diese Zellen würden also ihre Teilungsfähigkeit wieder aufnehmen und sogar wieder neue Vegetationspunkte hervorbringen. Freilich liegt auch da die Vermutung sehr nahe, daß es sich bei den betreffenden Zellen doch um solche indifferentere Natur gehandelt haben möchte, die noch nicht spezialisiert waren, sondern ihren ursprünglichen Charakter und damit ihre weitgehende Teilungsfähigkeit bewahrten.

Verf. wirft auch die Frage nach den bei diesen Vorgängen mitwirkenden physikalischen und chemischen Faktoren auf, obwohl deren Beziehung zur Lebensdauer noch wenig genug geklärt sind. Dabei möchte er den Stoffwechselprodukten eine große Rolle zuschreiben. Wie ein Organismus durch diese seine Umgebung vergiftet, so vergiftet er auch seinen eigenen Vegetationskörper oder wenigstens diejenigen Teile, welche dieser Gefahr am meisten ausgesetzt sind. Wird die Anhäufung schädlicher Stoffwechselprodukte nicht rechtzeitig unterbrochen oder ihr in anderer Weise entgegengearbeitet, so führt sie zu den Erscheinungen des Alterns und zum Tode. Ließe sich eine erfolgreiche Gegenwirkung bewerkstelligen, so könnte dies zu einer Verlängerung des Lebens führen. An deren Ende läge die Unsterblichkeit, wie sie für die Protisten angenommen wird und bei ihnen vielleicht durch Wachstums- und Teilungsvorgänge erklärlich ist.

Wie bei den Tieren die Ganglienzellen anscheinend sehr alt werden, so gibt es auch im pflanzlichen Organismus Zellen, die bedeutende Alterszahlen erreichen, so sollen im Holz der Bäume parenchymatische Elemente nicht weniger als 30, ja sogar 70. und 80 Jahre zwischen



den abgestorbenen Teilen des Holzes am Leben bleiben. Verf. nimmt an, daß diese Zahlen unter besonderen Verhältnissen noch übertroffen werden können und daß derartige Zellen unter Umständen ein noch bedeutend höheres Alter, vielleicht von mehreren hundert Jahren, erlangen können. Hier handelt es sich um ruhende, d. h. um nicht in Teilung übergehende Zellen, bei welchen letzteren von einem Altern im gleichen Sinn ja nicht gesprochen werden kann. Verf. ist übrigens der Meinung, daß auch in wachsenden und sich teilenden Zellen eine allmähliche stoffliche Veränderung vor sich gehen kann, die freilich unter optimalen Lebensbedingungen so stark verlangsamt ist, daß erst nach gewaltigen Zeiträumen eine bedrohende Wirkung der angehäuften Stoffwechselprodukte zur Geltung kommen kann, nämlich bei dem spontanen Degenerieren und Aussterben einer Rasse.

Verf. geht weiter auf die verjüngende Wirkung der Befruchtung und die anscheinend dagegen sprechenden, an Protisten angestellten Züchtungsversuche ein und bespricht zum Schluß die Beziehungen zwischen Differenzierung und Altern, die nach seiner Auffassung nicht ohne weiteres mit den am Tierkörper zu beobachtenden gleichgestellt werden können, da auch bei weitgehender Differenzierung der Gewebe bei den Pflanzen noch nichts Endgültiges über ihr Altern als eine zum Tode führende Erscheinung gesagt ist. Auch vollkommen differenziertes Gewebe, das als Dauergewebe bereits jede Zellteilungstätigkeit aufgegeben hat, soll sich wieder verjüngen können: Verwundung und Zerstückelung der betreffenden Teile, also Störung der im normalen Verband des Organismus wirkenden Korrelationen vermöchte dies zu bewirken. Es ist nur immer die Frage, und jedenfalls schwer zu entscheiden, ob nicht doch in irgendeiner Form indifferente Elemente im Verborgenen vorhanden sind, auf welche derartige Wirkungen zurückzuführen wären. Verf. steht jedenfalls auf dem Standpunkt, daß auch das Plasma der differenzierten Zellen noch potentiell unsterblich ist und die Differenzierungsvorgänge oder die sie anregenden Stoffwechselprodukte noch nicht den physiologischen Tod nötig machen. Korschelt.

### **Korschelt, E., Lebensdauer, Altern und Tod.**

G. Fischer, Jena. 1922. 2. Aufl. 8°, 307 S.

Gegenüber der ersten, 1917 erschienenen Auflage des Buches (s. Besprechung in dieser Zeitschrift, 1917, 9, 559) ist eine Vermehrung des Umfanges auf fast das Doppelte, der Abbildungen von 44 auf 107 eingetreten. Diese Erweiterung beruht nicht nur darauf, daß in der neuen Auflage Fragen ausführlicher behandelt worden sind, die in der ersten unberücksichtigt geblieben waren, sie ist vielmehr zum großen

Teil auch durch die außerordentlich rege wissenschaftliche Tätigkeit auf den Gebieten der Biologie bedingt, die mit den Problemen des Alterns und Todes Beziehungen haben. Das Literaturverzeichnis am Schlusse des Buches zeigt, welche Fülle neuer Untersuchungen gerade in den letzten Jahren erschienen und vom Verf. verarbeitet worden sind. Für den Botaniker ist hervorzuheben, daß das Kapitel über Lebensdauer und Altern der Pflanzen eine wesentliche Erweiterung erfahren hat. Besonders die Frage der Degeneration bei ständig vegetativer Vermehrung wird eingehend erörtert. Verf. vermeidet es zwar, eine bestimmte Stellung dazu zu nehmen, neigt jedoch zu der Annahme, daß die beobachteten Degenerationserscheinungen nicht ausschließlich auf Rechnung äußerer Einflüsse gesetzt werden können. Auch in anderen Kapiteln haben die Pflanzen gegen früher eine ausführlichere Berücksichtigung erfahren, so z. B. in Kapitel 9 (in den Abschnitten über Gewebeskulturen und Altern der Zellen), Kapitel 12 (wo allerdings der Schlußabschnitt über die Ruhezustände der Pflanzen auch jetzt noch reichlich kurz ist) und in Kapitel 13 (Lebensdauer der Geschlechter). Ganz neu hinzugekommen ist Kapitel 11: Verjüngung und Lebensverlängerung. Hier werden namentlich die Arbeiten von Harms und Steinach behandelt, wobei über einige noch nicht veröffentlichte Untersuchungen von Harms berichtet wird. Gegenüber den überschwänglichen Hoffnungen, die man vielfach an die Steinach'schen Versuche geknüpft hat, nimmt Verf. mit Recht eine reservierte Haltung ein. Er sieht vor allen Dingen die Frage nicht für entschieden an, ob der verjüngte Zustand (der sich vorübergehend zweifellos erreichen läßt) längere Zeit anzudauern vermag und damit eine wesentliche Verlängerung des Lebens zu erreichen ist oder nicht. Die von Steinach behauptete große Bedeutung der Zwischenzellen wird in Übereinstimmung mit anderen Autoren in Zweifel gezogen.

Bei dem regen Interesse, das die behandelten Probleme gegenwärtig finden, wird gewiß auch diese zweite Auflage schnelle Verbreitung finden. Sie ist wie die erste ein zuverlässiger Führer, der die vielverzweigten Probleme vom modernen Standpunkt kritisch beleuchtet und jedermann Gelegenheit gibt, sich über die umfangreiche Literatur zu orientieren.

H. Kniep.

### **Müller, Fritz, Werke, Briefe und Leben.**

Gesammelt und herausgegeben von Dr. Alfred Möller. II. Bd. Briefe und noch nicht veröffentlichte Abhandlungen aus dem Nachlaß. 1854—1897. G. Fischer, Jena. 1921. 8°, 667 S. 229 Textabb., 4 Taf.

Dem umfangreichen ersten Bande (1915) und dem 1920 erschienenen dritten ist nun der stattliche zweite Band gefolgt, der das

Gesamtbild über den Lebensgang und die Leistungen des bedeutenden Mannes in erfreulicher Weise ergänzt und vervollständigt. Die Briefe sind hauptsächlich an den Bruder Fr. Müllers, Hermann Müller-Lippstadt gerichtet, ferner an Darwin, Haeckel, Max Schultze, Ernst Krause, Claus, Weismann, E. Ule, Fr. Ludwig (Greiz), Dr. v. Ihering, A. W. Eichler, Stahl, Schenck, den Herausgeber u. a. Es ist unmöglich, den reichen Inhalt des Buches, das für den Botaniker wie Zoologen gleiche Bedeutung hat, auch nur andeutungsweise wiederzugeben. Gerade jetzt, wo die Beschäftigung mit den sogenannten exakten Zweigen der Biologie das Interesse von ökologischen Fragen etwas abgelenkt hat, verdient das Buch besondere Beachtung als ein Beweis dafür, was ohne technische Hilfsmittel irgendwelcher Art allein eine feine Beobachtungsgabe zu leisten vermag. Von ganz besonderem Wert sind die zahlreichen, nach Originalen des Verfs. sorgfältig wiedergegebenen instruktiven Zeichnungen. H. Kniep.

### Schaxel, J., Untersuchungen über die Formbildung der Tiere.

Erster Teil: Auffassungen und Erscheinungen der Regeneration. Arbeiten aus dem Gebiet der Exp. Biologie. Gebr. Bornträger, Berlin. 1921. 1, 1—99.

In seiner die geplante Reihe von Untersuchungen aus dem Gebiet der experimentellen Biologie eröffnenden Arbeit bespricht der Verf. zunächst den Begriff der Regeneration nach der Anschauung früherer, sich auf diesem Gebiet besonders betätigenden Forscher, sowie nach seiner eigenen Auffassung. Danach liegt der Wiedererzeugung die Vorstellung zugrunde, daß bei den Organismen Ganzes normhaft bestehe und sich erhalte. Ob Mechanismen zum Ausgleich des Fehlenden ersonnen, ob die Quanten des Vorhandenen, des Verlustes und der Neubildung gemessen werden, ob in den Regulationen das Wesen des Lebens geschaut wird, jedenfalls ist der Blick auf das Endgebilde der Vorgänge und seine Bedeutung als auf den Verlauf der Erscheinungen und ihre Ursachen gelenkt. Es ist dies eine teleologisch gerichtete Auffassung; jedenfalls schließt die Vorstellung der Wiedererzeugung eine Erwartung des Ergebnisses in sich. Wo die Bildungsvorgänge das gesteckte Ziel nicht erreichen, wird von Näherungswerten, Ungenauigkeiten, Unvollständigkeiten, Unzulänglichkeit der Quanten, atypischer und Mangel an Regeneration gesprochen. Zur Erläuterung werden aus der großen Fülle des Materials einige Beispiele behandelt (keine Regeneration, Narbenbildung, regenerative Neubildung, atypische Regeneration, Sub- und Superregeneration, Heteromorphosen usf.).

Was die von ihm selbst angestellten Untersuchungen betrifft, so wurden an einem gut regenerationsfähigen Objekt, dem Axolotl, folgende



Fragen zu lösen gesucht: Unter welchen Bedingungen finden nach Verlusten Bildungsvorgänge statt? Was veranlaßt den Beginn der Bildungsvorgänge? Was hält sie im Gang? Was beendet sie? Für jeden Fragebereich sind die ermittelten Wirkungsweisen nach Zeit, Ort, Quantität, Intensität und Qualität zu bestimmen, sowie die stofflichen Grundlagen der Bildungsvorgänge festzustellen. Es ist zu sonder, welcher Anteil in den materialen Bildnern selbst liegt und welcher von außerhalb auf sie einwirkt, d. h. es sind die Anteile und Träger der Selbstdifferenzierung und abhängigen Differenzierung zu unterscheiden.

Die Versuche bestanden in einer teilweisen Entfernung einfacher Organe, z. B. von Teilen der Haut, des Flossensaums und Schwanzes, der Milz und Leber, sowie in einer solchen von zusammengesetzten Organen, also der Gliedmaßen und Augen. Die genannten Organe wurden auch vollständig entfernt und zwar auch zu wiederholten Malen; ferner wurde auf die Verhinderung und Beschränkung der Ersatzbildungen Gewicht gelegt.

Auf Grund der durch diese Versuche gewonnenen Erfahrungen kommt der Verf. auf die Auffassung der Regeneration als Wiedererzeugung zurück und er findet, daß die Erwartung der Wiedererzeugung auf vielerlei tatsächliche Ausnahmen und Mängel stößt. »Nicht was fehlt, wird unter besonderen Bedingungen oder bei damit ausgezeichneten Arten auf geheimnisvolle Weise wieder gebildet, sondern im Fortgang organischer Bildungen kommt es jeweils nach Maßgabe des Vorhandenen zu Neubildungen.« Zwei wichtige Ergebnisse lassen sich aus der Verfolgung der Erscheinungen ableiten, die bereits auf die Einordnung der Ersatzbildungen in das allgemeine Formbildungsgeschehen hinweisen. Es gibt erstens kein Vermögen der Wiedererzeugung von Verlorenem; stets sind es dieselben Bildner und Leistungen, welche die Gebilde zustande bringen. Spezifisch regenerative Geschehnisse sind nicht bekannt. Besonders tritt das dort zutage, wo die Herkunft der Bildner aus Reservaten indifferenter Zellen nachgewiesen ist. Die Regeneration beschränkt sich dort auf die Tatsache, daß indifferente Zellen, die durch den Eingriff von den hemmenden Nachbarschaftswirkungen befreit sind, nicht weiter indifferent bleiben, sondern unter dem Einfluß der Korrelationen sich entsprechend den in ihrer Konstitution gegebenen Potenzen vermehren und differenzieren. Die Regeneration ist kein Rätsel eigener und neuer Art, sondern eingeschlossen in das der Differentiation und Organisation überhaupt und deswegen nur im Zusammenhang damit der Lösung entgegenzuführen. Zweitens ist die Regeneration niemals genaue Wiedererzeugung des fehlenden typischen Gebildes, weil sie immer atypisch verläuft. Typisch ist nur die erste



ontogenetische Anlegung und ihre Ausführung. Ihre Verhinderung unterbindet jede weitere Bildung. Die Entfernung jeder Urgewebsanlage hat bleibenden Verlust zur Folge. Keinerlei Regeneration, Postgeneration oder sonstwie geartete Regulation greift ein, um die dauernde Atypie zu beheben. Später, wenn eine reiche Zellvermehrung stattgefunden hat, führt die Entfernung von Teilen nicht mehr zu dauerndem Verlust, doch stellt jeder Eingriff einen atypischen Ausgangszustand her, dem ein atypischer Verlauf und ein atypisches Endgebilde folgt. Für die Theorie der Formbildung ist die zwangsläufige Atypie aller Regeneration, die Unmöglichkeit, gestörte Ordnung wiederherzustellen, nach der hier vertretenen Auffassung sehr bedeutsam und auch praktisch wertvoll für die menschliche und tierische Heilkunde, wo Chirurgie und Orthopädie die Wiederherstellung gestörter Form anstreben. Zwar wird sich das Ziel nicht völlig erreichen lassen, doch wird die Richtung zu dem befriedigenden Ausweg gewiesen. Nach Möglichkeit müssen den typischen ähnliche Ausgangsverhältnisse geschaffen werden, nachdem Bildner und Bildungsorte nachgewiesen sind, worauf es hauptsächlich auf Raum zum Entfalten der Anlage ankommt. — Verf. beschäftigt sich noch weiter mit den Ersatzbildungen, deren Determination und ihren Beziehungen zur Formbildung. Weitere Mitteilung von diesem Gebiet stellt er in Aussicht.

Korschelt.

### Alverdes, Fr., Rassen- und Artbildung.

Abhandl. z. theoret. Biologie. Gebr. Bornträger, Berlin. 1921. 9, 1—118.

Auf Grund der Ergebnisse der modernen Vererbungslehre sucht der Verf. dem Problem der Rassen- und Artbildung näherzukommen und behandelt zunächst das Zusammenspiel der inneren und äußeren Faktoren. Durch Analysieren bestimmter Fälle ergibt sich der Satz, daß im Organismus die Möglichkeit für mehrere Reaktionen vorliegt und das Milieu trifft die Entscheidung darüber, welche verwirklicht wird. Danach ließe sich der Standpunkt nicht mehr vertreten, daß es jemals in der Ontogenie eine Periode gibt, wo das, was aus dem Keim wird, in diesem selbst bestimmt liegt, die äußeren Faktoren dagegen nur zur Unterhaltung des Lebensprozesses dienen, wenn auch dem Keim stets der größere Anteil an der Determination des Entwicklungsvorganges zukommt. Der Deszendenzgedanke und das mechanistische Erklärungsprinzip führen sowieso zu der Auffassung, daß die jetzt vorhandenen inneren Faktoren früher einmal aus der Reaktion innerer mit äußeren Faktoren entstanden. Zwar erscheint die Unterscheidung zwischen inneren und äußeren Faktoren zunächst leicht durchführbar, doch ist in der Tat die Grenze schwer festzustellen, wo der äußere

Faktor zu existieren aufhört und der innere Faktor seine Tätigkeit aufnimmt. Eine Reihe von Beispielen hierfür, wie für die Beziehungen der äußeren zu den inneren Faktoren und die Bedeutung für die Vererbungsfrage, wird vorgebracht. Das führt zur Behandlung der Frage nach den Trägern der Vererbung, sowie der sogenannten erblichen und nichterblichen Abänderungen durch gewisse Änderungen der Lebenslage. »Keinen Moment ist das gesamte Stützgebäude der äußeren Faktoren für den Lebensprozeß entbehrlich; das biologische Geschehen bedarf seiner in jedem Augenblick.« Klima und Boden spielen eine wichtige Rolle; anderes kommt hinzu. Es ist eine durch manche trübe Erfahrung erkaufte Erkenntnis der Tierzüchter, daß auch die beste Rasse nur am rechten Orte gedeiht.

Weiter wird die Frage behandelt, ob die Variationen der Organismen zahlenmäßig beschränkt oder unbeschränkt und bestimmt gerichtet oder richtungslos sind. Nach den gemachten Ausführungen kann der Organismus die Einflüsse der Umgebung nur durch Variationen in wenigen Richtungen beantworten. Die Reaktionen erfolgen nicht den äußeren Faktoren direkt proportional, sondern geschehen innerhalb der durch die Organisation gesteckten Grenzen. Auch diese Fragen werden durch geeignete Beispiele erläutert und nach verschiedenen Richtungen verfolgt. — Im Gegensatz zu der früheren Auffassung geht der Verf. darauf aus, zu zeigen, wie man versucht, die biologischen Vorgänge als chemisch-physiologische Reaktionen anzusehen. Nach diesem Prinzip wären zunächst jene Vorgänge zu behandeln, die sich am Individuum abspielen, doch ist anzustreben, auch die Vorgänge, die in ihrer Gesamtheit die phylogenetische Entwicklung der Tier- und Pflanzenwelt ausmachen, in derselben Weise zu deuten.

Weiter wird das Problem der Zweckmäßigkeit behandelt, deren Vorhandensein ebenso wie das der Anpassung durch die tägliche Erfahrung gelehrt wird. Lamarcks, Darwins, Wallaces, Haeckels Auffassungen, wie die der neueren Autoren, werden besprochen; diejenigen über den Wert der Selektion erfahren entsprechende Würdigung. Verf. meint, daß nicht gerade von einer Ohnmacht, aber auch nicht von einer Allmacht der Naturzüchtung hinsichtlich der Entstehung der Arten und damit der Zweckmäßigkeit in der lebenden Welt zu sprechen sei.

Ein weiterer Abschnitt ist den reinen Phänovariationen gewidmet, die nach Johannsen auf Grund von Milieuverschiebungen ohne Änderung des Genotypus entstehen. Verf. hält sich hier an Beobachtungen und Versuche aus sehr verschiedenen Abteilungen des Tierreichs und ebenso des Pflanzenreichs; aus den recht verschiedenartigen und durch die Stellungnahme der betreffenden Beobachter beeinflussen

Darstellungen sucht er ein einheitliches Bild zu entwerfen, das sich ohne Eingehen auf die zugrunde liegenden Objekte nicht wiedergeben läßt. Es wird darauf hingewiesen, wie es für den Züchter nicht nur von Bedeutung ist, eine Rasse mit günstiger Reaktionsnorm zu besitzen, sondern er muß auch eine Lebenslage schaffen, auf welche diese Rasse optimal reagieren kann. Dabei genügt es nicht, daß das Individuum selbst unter günstigen Verhältnissen aufwächst und lebt, sondern schon die vorhergehenden Generationen müssen sich in einem entsprechenden Milieu befunden haben. Für die Züchtung kommen in Betracht: Selektion, Vererbung, gegenwärtige Lebenslage; nur wenn keiner dieser Punkte vernachlässigt wird, kann eine wertvolle Rasse geschaffen und auf der Höhe gehalten werden. — Soziale und biologische Vererbung sind zwei ganz verschiedene Dinge, indem bei letzterer der Genotypus, bei ersterer die Lebenslage übertragen wird. In der Lebenslage des Menschen ist die Tradition von größter Bedeutung. Was würde aus der menschlichen Gesellschaft, wenn die Tradition plötzlich abrisse. Tradition befestigt und erhält in den menschlichen Einrichtungen das durch Anpassung Erworbene. Eine Änderung in der Kulturlage der Völker bringt zunächst nur eine phänotypische Veränderung der Rasse hervor. Ein Aufstieg geht immer schrittweise vor sich und nimmt infolge der Nachwirkung sicherlich stets mehrere oder viele Generationen in Anspruch . . . Eine vorübergehende schlechte Lebenslage kann nach Ansicht der Rassehygieniker die Rasse nicht dauernd schädigen.

Durch extreme Lebenslagen werden gelegentlich Mutationen ausgelöst, unter denen eine Änderung der Reaktionsnorm, die Entstehung eines neuen Genotypus zu verstehen ist. Die Mutationen, wenn man mit de Vries die sprungweisen Variationen so bezeichnen will, lassen sich nicht hervorrufen, sondern treten plötzlich auf, und die Tätigkeit des Züchters beschränkt sich darauf, die gefundene Mutation zu isolieren und zu erhalten. Die Mutationstheorie hält Verf. für überwunden, da die vermeintlich zur Bildung neuer Arten führenden Mutationen mit größerem Recht als Polyhybride anzusehen sein dürften, soweit es sich um das als Grundlage dieser Theorie dienende Versuchsobjekt, *Oenothera*, handelt. Verf. geht der Erscheinung auch hier in Anlehnung an die betreffenden Autoren bei einer ganzen Anzahl von Tierformen nach. Es ist anzunehmen, daß eine neue Mutation in einem oder mehreren Exemplaren auftritt, je nachdem bei wie vielen Individuen das für eine solche erforderliche Zusammentreffen äußerer und innerer Faktoren gegeben ist. — Äußere Einflüsse sind imstande, die Reaktionsnorm zu verschieben. Eine Genophänovariation, die zum erstenmal



auftritt, muß auch bei den Nachkommen erscheinen, wenn keine Veränderung innerer und äußerer Faktoren vorhanden ist.

Wie schon angedeutet, könnten manche als Mutationen beschriebene Variationen auf Kombination von Erbfaktoren beruhen, so bei *Oenothera*. Es wird vermutet, daß Bastardierung auslösend auf Mutationen wirken könnte und derartiges läßt sich aus gewissen Versuchsreihen entnehmen. Im Zusammenhang damit beschäftigt sich Verf. mit den Genovariationen durch Faktorenkombination. Die Lebenslage spielt auch hier eine Rolle und erschwert die Deutung der Befunde.

In einem Schlußkapitel erörtert der Verf. den Begriff der Rasse und ihr Zustandekommen nach den von der neueren Vererbungslehre vertretenen Anschauungen. Die Unterscheidung zwischen Arten und Varietäten ist nur eine konventionelle; beide Begriffe sind nur als nicht gut zu entbehrende Hilfsmittel der Systematiker anzusehen. Als exakte Grundlage für die Abstammungs- und Vererbungslehre ist der Artbegriff nicht brauchbar, muß aber wohl aus Gründen der Zweckmäßigkeit beibehalten werden. Stellt die Art in manchen Fällen einen fest umrissenen Zeugungskreis dar, so erscheint sie in anderen lediglich als eine willkürlich umgrenzte Abstraktion. Ähnlich verhält es sich mit dem Rassenbegriff, der schon wegen der geringen Kenntnis von den Erbfaktoren ein willkürlicher ist, aber auch bei deren Kenntnis wäre es unsicher, zu sagen, wo die eine Rasse aufhört und die andere anfängt. Gegenüber den Rassen der domestizierten Tiere pflegt man die mehr oder weniger konstant züchtenden Variationen der frei lebenden Arten als Varietäten zu bezeichnen. — Artveränderung führt zur Artneubildung, wofür als Beispiel die *Coregonus*-Form des Laacher Sees angeführt wird, die sowohl im Jugendzustand, wie als ausgebildetes Tier mit keiner der bekannten *Coregonus*-Arten übereinstimmt. Von den im Jahre 1866 und 1872 aus dem Bodensee eingeführten Eiern abstammend, hat sie sich im Laufe von 40—44 Jahren, d. h. in 7 Generationen, so stark verändert, daß sie als eine neue Art betrachtet werden darf.

Zwar bedeutet jede Genovariation eine Artänderung, aber natürlich ist nicht jeder kleine derartige Schritt eine Artbildung zu nennen. Die Varietät wurde als beginnende Art angesehen (Lamarck, Darwin). Nun gibt es aber nicht ein buntes Chaos von Variationen, sondern eine Fülle von Arten, die im allgemeinen gegeneinander gut abgegrenzt sind. Die Selektion allein genügt zur Erklärung dafür nicht, sondern es muß der Umstand in Rechnung gezogen werden, daß die Konstitution der Organismen nur ganz bestimmte Reaktionen und ein Variieren in wenigen Richtungen erlaubt.



Einstweilen sind wir hinsichtlich des Problems der Artumbildung und Artentwicklung erst zu einer oberflächlichen Fragestellung gelangt; immerhin läßt sich schon soviel sagen, daß ein einheitliches Prinzip der Artentstehung nicht zu finden sein wird, vielmehr dürfte sie in jedem einzelnen Fall auf eine besondere Weise erfolgen. — Leider bleibt der Ursprung der genotypischen Änderungen bisher stets im dunkeln, von welcher Seite man auch an das Evolutionsproblem herantritt. In Zukunft muß es das Bestreben der Forscher sein, das Wesen der Mutationen zu ergründen, um deren Erzeugung in die Hand zu bekommen und den Genotypus willkürlich verschieben zu lernen, was schon allein für praktische Zwecke von hoher Bedeutung wäre.

Korschelt.

### **Prell, H., Anisogamete, Heterogamete und Aethogamete als Wege zur Förderung der Amphimixis.**

Arch. f. Entwicklungsmech. 1921. 49, 463—490.

Prell nimmt als Ausgangspunkt für seine theoretische Betrachtung die Auffassung A. Weismanns von der Amphimixis als einer Einrichtung zu Erhaltung der Art und gleichzeitig individueller Verschiedenheit, durch die bei steter Neukombination die Selektion und damit die Weiterentwicklung der Art ermöglicht wird.

Entsprechend einem — übrigens schon von anderer Seite ausgesprochenen Gedanken (z. B. Kniep 1919) — daß man die Entwicklungshemmung der Gameten als eine Anpassung zur Förderung der Kopulation ansehen müsse, sucht P. die verschiedenen Formen sexueller Beziehungen im Pflanzen- und Tierreich unter obigem Gesichtspunkt zu klassifizieren. Alle dienen sie der Amphimixis, die bestehen kann aus der Verschmelzung von Schwesterzellen (Automixis); von Haplonten, die dem gleichen Diplonten entstammen (Endomixis) und von Haplonten verschiedener Diplonten (Exomixis, Ref. würde Xenomixis vorziehen). Verschiedene Stufen der Geschlechtlichkeit führen zu verschiedenen Stufen der Amphimixis. Vor der primitiven Isogamete, der Gleichheit der kopulierenden Haplonten ist bevorzugt die Anisogamete, die phaenotypische Verschiedenheit der Haplonten, die eine Arbeitsteilung der Gameten bedeutend, dem einen große Beweglichkeit, dem anderen Speicherung von Reservematerialien ermöglicht, Funktionen, für die bei der Isogamete eine Grenze gegeben wäre.

Eine mögliche Folge wäre dann die, daß Teilungen in der diploiden Phase auftreten, die zur Entstehung der Diplonten führen. Die Bedeutung der Diplonten für die Amphimixis sieht P. darin, daß bei Diplonten mehr Kombinationen an Genen möglich sind. (Die Diploidie

könnte aber die Wirkung der Selektion schwächen.) Eine sekundäre Reduktion der Haplonten wird mit steigender Bedeutung der Diplo-Phase verständlich. Mit ihrer Verkleinerung wird der Ausbreitungsradius der Mikrohaplonten erweitert. Die ungleiche Differenzierung der Gameten beeinflusst dabei die Mutterorgane: Nachbarzellen, ganze Haplonten, Teile der Diplonten (Monoecie) und endlich ganze Diplonten (Dioecie).

Nomenklatorische Vorschläge Prells folgen. P. nennt  
 den männlichen Haplonten arrhenophaen ♂, den weibl. telyphaen ♀  
 „ „ Diplonten androphaen ♂, „ „ gynophaen ♀  
 den haploiden Zwitter telyarrhenophaen ♂  
 den diploiden Zwitter gynandrophaen ♀.

Außer der phaenotypischen gibt es noch eine genotypische Geschlechtstrennung (cf. auch Ref. Flora 1915). Bei der genotypischen können ♂ (Drosophila) oder ♀ (Abraxas) heterozygot sein. Das heterozygote Geschlecht ist heterogametisch, das homozygote homogametisch. Bei dem ersten gibt es heterotrope und amphoterotrope Gameten, beim zweiten nur letztere. Heterotrope bestimmen bei Drosophila den ♂, bei Abraxas das ♀ (androtrope und gynotrope).

Diese Heterogametie schließt Automixis und Endomixis aus. Absolute Heterogametie liegt bei Haplonten (Sphaerocarpus) vor.

Den dritten Typus der Gametenverschiedenheit stellt die im wesentlichen physiologisch bestimmte Asynethogametie abgek. Äethogametie, d. h. das Nichtzusammenpassen bestimmter Gameten. Sie wird vererbt wie ein Mendelfaktor (Phycomyces, Ustilago, heterothallische Hymenomyzeten). Gegensätzlich ist die Synethogametie, das beliebige Zusammenpassen phaenotypisch geeigneter Gameten.

Die Äethogametie soll beruhen auf dem Auftreten eines oder mehrerer Oppositionsfaktoren, die alle sie besitzenden Gameten an der Verschmelzung hindern. Sie soll die Automixis unmöglich machen, Endo- und Exomixis zulassen. P. stellt nun Spaltungsschemata auf für ein oder mehrere Paare solcher Oppositionsfaktoren und kommt für 1 und 2 allelomorphe Faktorenpaare zur gleichen Schematisierung, die Kniep schon gelegentlich seines Vortrages bei der Generalversammlung der d. bot. Ges. in München, August 1921, gegeben hatte, und die von dem Verhalten des Aleurodiscus (Kniep, Verhandl. physik. mediz. Ges., Würzburg, 1922, Bd. 47, Nr. 1) abgeleitet ist. Für 3 allelomorphe Paare weicht das Oppositionsfaktorenschema P.s vom Kniepschen Schema ab.

Wesentlich verschieden von der Ansicht Knieps und des Ref. ist die Anschauung P.s von der eigentlichen Natur der »Äethogametie«.

P. nimmt an, daß nicht die durch die Erbfaktoren bedingten Substanzen «xygo- oder trophotaktische» (tropistische) Reaktionen auslösen, sondern daß die Neigung zur Geschlechtsfunktion oder zu geschlechtsbegrenztem Parasitismus allgemein vorhanden und nur durch die Oppositionsfaktoren gehindert sei. Die Oppositionsfaktoren sollen also die Ausbildung kopulationsverhindernder Substanzen ermöglichen und nicht nur Konstruktionen der faktoren-analytischen Betrachtung sein. Mit ihrer Objektivität soll dann auch die Berechtigung fallen, hier von Geschlechtsunterschieden der Gameten zu reden. Die Dinge werden direkt in Parallele gesetzt mit der Erscheinung der Selbststerilität bei höheren Pflanzen und Tieren, deren Verhalten P. in dem gegebenen Zusammenhang schildert. Hier soll die Äthogametrie auch die Endomixis verhindern. Nach einem Versuch, die verschiedenen Formen sexueller Differenzierungsvorgänge auf faktorenanalytische Basis zurückzuführen, schließt P. mit einer Tabelle der Kombinationsmöglichkeiten von Anisogametrie, Heterogametrie und Äthogametrie und ihres Einflusses auf die Grade der Amphimixis.

Über die Annahme der gesteigerten Nützlichkeit von Auto-, Endo- und Exomixis ließe sich manches sagen, indessen mag hier nur auf die P.sche Ansicht von der Natur der physiologischen, erblichen Anisogametrie, seiner «Äthogametrie» und ihre Homologisierung mit der Selbststerilität eingegangen sein. Kniefp hat l. c. schon auf die P.schen Ausführungen geantwortet und hervorgehoben, worin sich die Erscheinungen der Heterothallie und der Selbststerilität ähneln und worin sie sich unterscheiden.

Es kann hier auch ein physiologisches Moment erwähnt werden. Bei selbststerilen Phanerogamen wird eine Hemmung des Pöllenschlauches beobachtet. Das physiol. Verhalten stimmt mit der faktorenanalytischen Annahme der Oppositionsfaktoren überein. Bei dem heterothallischen *Phycomyces* beobachtet man eine Hemmung gleichgeschlechtiger und verschiedengeschlechtiger Myzelien vor dem Zusammenwachsen auf der Platte, die wohl eine Folge der Wirkung von Stoffwechselprodukten, nur von den geschlechtlich verschiedenen Myzelien überwunden wird. Diese Überwindung der allgem. ernährungsphysiologischen Opposition beruht nach Untersuchungen des Rei. entgegen der herrschenden Anschauung auf einer chemotropischen Anziehung der Myzelien verschiedenen Vorzeichens, denn sie ist auch durch Celloidinmembranen hindurch wirksam, auf deren beiden Seiten die Myzelien einander angeteilt dicke Hyphenwülste erzeugen, was sich nur durch Diffusion eines Stoffes von  $+$  nach  $-$  und  $-$  nach  $+$  erklären läßt. Diese Stoffe müssen qualitativ verschieden sein (die Annahme nur quantitativ verschiedener Gene



wird dadurch nicht berührt). Die physiologischen Befunde sprechen also gegen die Annahme der Oppositionsfaktoren, die höchstens bei komplizierten Fällen pluripolarer Sexualität neben physiologischer Anisogamietie vorhanden sein könnten (vgl. Kniep l. c.). Burgeff.

**Engler, A., Die Pflanzenwelt Afrikas, insbesondere seiner tropischen Gebiete. (Vegetation d. Erde. 9.)**

III. Bd., 2. Heft: Charakterpflanzen Afrikas. 2. Die dikotyledonen Angiospermen. Euphorbiaceae (bearb. v. F. Pax), Sapindales-Umbelliflorae (Schluß). W. Engelmann, Leipzig. 1921. 8°, 878 S. Mit 338 Textfig.

Von den gesamten, einzelnen Kontinenten und Ländern in der »Vegetation der Erde« zuteil gewordenen Darstellungen hat Afrika durch Engler den größten Umfang erhalten und hat es verdient dadurch, daß sich mehr als auf irgendein anderes Tropenreich die deutsche floristische wie geographische Forschung auf Afrika, auch über den ruhmvoll erschlossenen Kolonialbesitz hinaus, ausgedehnt hatte, und daß im botanischen Museum zu Dahlem sich großartige, zur intensiven Durcharbeitung drängende Sammlungsschätze anhäuften. Viele wissenschaftlich regsame Kräfte haben daran mitgewirkt und haben auch unter eigener Autorität ihre monographischen Arbeiten mit zu diesen »Charakterpflanzen Afrikas« verwendet; war es in Bd. III, 1 besonders die 370 Seiten umfassende Bearbeitung der Leguminosen durch Harms als hervorragende Arbeit neben weniger umfangreichen von Gilg und Schellenberg gewesen, welche Engler als Verf. des ganzen unterstützt hatte, so in diesem letzten (Schluß-) Bande die den Anfang der Familien bildende Bearbeitung der nicht minder bedeutungsvollen Euphorbiaceen (S. 1 bis 168, mit Fig. 1—82) durch Pax, der sich in dieser oft materialschwierigen Familie so gut auskennt.

Daß dieser Band den Schluß bilden soll, muß uns mit Bedauern erfüllen, wie auch hier noch einmal die vordem unentbehrliche Hilfe des Reichskolonialamts dankbar zu betonen ist, welches Bd. I, II und III, 1 in solcher figurenreichen Ausstattung hat erscheinen lassen; aber auch die jetzigen widrigen Zeitumstände haben dem opferfreudigen Verleger kein Halt geboten! (Und wie der mit 65 Tafeln geschmückte Band XIV, Neu-Seeland, beweist, geht die Verlagshandlung mutig ihren schwierigen Weg weiter! —) Wenn nun auch die wichtigsten der tropisch-afrikanischen Flora Baum- und Niedergehölz liefernden Pflanzenfamilien in Bd. II und III, 1—2 bearbeitet sind, so ist und bleibt doch das Fehlen der für Bd. IV bestimmt gewesenen Sympetalen eine schmerzliche Lücke, welche hoffentlich eine günstigere Zukunft ganz Englers



eigenen Wünschen entsprechend beseitigen wird. Mancherlei wichtige sympetale Charakterpflanzen, besonders viele Ericaceen, Apocynaceen und Asclepiadaceen, haben übrigens immerhin schon in Bd. I im allgemeinen Überblick über die Pflanzenwelt Afrikas, mit zahlreichen Abbildungen und Blütenanalysen Darstellung gefunden. Zu erwähnen sind für die Familien dieses Bandes III, 2 besonders die 6 Volltafeln Bd. I, 1 Taf. IX, X, XXI der Mangroven, die Taf. XIII der *Allanblackia Stuhlmanni* (Guttiferae) zum Text Bd. III, 2, S. 508, die Taf. XIV der einzigen Caricacee Afrikas: *Cylicomorpha* zu III, 2, S. 610, Taf. XLIII von *Anogeissus* (Combretaceae) zu Text S. 726, die beiden hübschen Tafeln XLVI und XLVII der *Ceiba pentandra* zum Text III, 2 S. 411 mit analytischen Figuren, und Taf. XLVIII von *Pentadesma* zum Text S. 517 (Guttiferae) als eines sehr beliebten Butterbaums. Daß unter den Textabbildungen, welche in Bd. III, 2 nicht wiederholt werden, sich vortreffliche Habitusbilder von *Euphorbia polyacantha* (Sukkulentenbaum), *Schimperi* (S. 121—123) und *abyssinica* (S. 130—132) befinden, sei auch noch erwähnt. Schließlich auch solche wundervolle Lebensformen aus den Sympetalen wie die Hochgebirgs-Senecionen, da es Englers Trachten immer war, hier nicht nur Verbreitungsschilderungen zu liefern, sondern in die Pflanzenwelt systematisch einzuführen und dem künftigen Forscher im Lande die Kenntnis der ihm umgebenden fremdartigen Pflanzenwelt zu erleichtern. Zugleich galt ihm als Hauptzweck die Ermittlung der Beziehungen zwischen afrikanischer Flora und der Flora benachbarter Erdteile.

In reichem Maße bringt auch dieser letzte Band dieses Ziel zum Ausdruck. Es finden sich in ihm behandelt die für das tropische Afrika so wichtigen großen Familien der Euphorbiaceae, Anacardiaceae (S. 170 bis 218, *Rhus* von S. 198 an bis Schluß), auch die weniger hervortretenden Icacinaceae mit 17 zumeist in den Regenwäldern lebenden Gattungen, alle paläotropisch, dann die Sapindaceae (S. 265—288), die Rhamnaceae und Vitaceae (S. 303—342, darunter S. 335 und 337 die saftigen Tonnenstämme von *Cissus* in Charakterbildern), die Bombaceae und Sterculiaceae (S. 408—470), die Guttiferae (S. 495—519), die in Afrika mit 37 z. T. monotypischen Gattungen entwickelten Flacourtiaceae (S. 550—592), die 10 nur z. T. an den Mangroveformationen beteiligten Gattungen der Rhizophoraceae (S. 661—679), endlich die zu den wichtigsten afrikanischen Gehölzen gehörenden Combretaceae (S. 681 bis 720), Myrtaceae und Melastomataceae (S. 729—769), zum Schluß Araiaceae und Umbelliferae (S. 770—834). Grade wenn man im Vergleich mit den zahlreichen Familien baum- und strauchbildender Formationen die dem Mitteleuropäer vertrauteren Stauden- und Kräuterkfamilien wie

Malvaceae und Umbelliferae durchgeht, so gibt sich das Bedürfnis auch für ihre zusammenfassende Bearbeitung ebenso zu erkennen, und besonders die Compositae, von Lobeliaceen und Labiatis, Solanaceen usw. zu schweigen, fordern noch ihr Recht.

Aus den mitgeteilten Zahlen der früher und jetzt bekannten Gattungen vieler Familien erwächst ein hervorragendes Zeugnis für die bedeutende Sammel- und Bearbeitungstätigkeit in den letzten Jahren. So waren vor 1871 aus Afrika nur 28 Arten von Melastomataceen bekannt, deren Zahl damals in Olivers Flora of tropical Africa sich fast verdoppelte. In Gilgs Bearbeitung dieser Familie i. J. 1898 kamen zu den früheren 15 Gattungen 8 neue, die Artenzahl stieg um 100; und nun sind aus den Sammlungen der letzten Periode noch etwa 70 Arten neu hinzugekommen, und es bildet demnach diese Familie jetzt einen nicht unwesentlichen Bestandteil der tropisch afrikanischen Flora, zumal ihre Arten meist gesellig auftreten. — Viel bedeutungsvoller noch sind die Combretaceae, denen eine ausgedehnte Artdiagnostik (Combretum mit mehr als 200 Arten!, Terminalia u. a.) und Verbreitung nach Formationen gewidmet wird. Nur wenige Arten sind Stauden oder Halbsträucher mit dickem Grundstock; alle übrigen sind strauichig, viele davon als Spreizer mit breitem Geäst entwickelt, hoch steigende Lianen der dichten Regenwälder, oder endlich freistehende Buschgehölze und Bäume der Parksteppen und Wälder; zwei nehmen an der afrikanischen Mangrove teil. — Durch alle diese Feststellungen ist nunmehr überhaupt die Gesamtbedeutung der afrikanischen Flora sehr gestiegen, und die Vergleiche mit den früher bereits vollständiger bekannt gewesenen Floren Indiens und Amerikas fallen nunmehr ganz anders aus, die Beziehungen werthen sich um. Dazu regt jede Familie für sich von neuem an, Grenzen verwischen sich, wieder in anderen Provinzen Afrikas tritt die Sonderentwicklung endemischer Elemente in neu anschwellenden Formen um so evidenter hervor. Und so enthalten diese Bände der Vegetation der Erde noch mehr Arbeitsmaterial zur Verwertung für die Zukunft, als daß sie, ähnlich anderen hauptsächlich auf Reiseskizzen und Formationsstudien aufgebauten Schilderungen, in leichtflüssiger Sprache zum Lesen anreizen: sie gründen sich, so viel Landschaftsphysiognomie in ihnen verkörpert ist, in erster Linie auf planmäßige Verarbeitung von Herbarmaterialien, die die oberflächliche Formationskenntnis nach Bild und Schilderung durch Familien- und Artkenntnis vertiefen sollen, mit ihr die Kenntnis der Verbreitung.

Diese wird öfter aus ihren gewohnten Gleisen gebracht. So ist *Salvadora persica*, der bekannte orientale Steppenstrauch, jetzt nicht nur von Vorderindien bis Arabien und Nil bekannt, sondern auch vom

Somalilande, Massai- und Ugogosteppe, Senegambien, Ambo- und Damaraland, am Kuisib und Swakop in Sanddünen, die um die Büsche angesammelten Sandkegel durchwuchernd. Auch die beiden anderen Gattungen dieser kleinen Familie teilen die indisch-afrikanische Verbreitung.

Schon oben war von *Cylicomorpha* als afrikanischer *Caricacee* die Rede, dieser früher nur als amerikanisch bekannten Familie des Melonenbaumes; zwei Arten von 25 m hohen Bäumen reihen diese nun gleichfalls unter die amerikanisch-afrikanischen Beziehungen, eine Art in Kamerun, die andere in Usambara. Dabei mehren sich aber die nach Kontinenten getrennten endemischen Gattungen als feste Verankerung der Florenreiche. — Aber vielfach sind auch noch innigere Beziehungen zwischen dem äquatorialen Regenwalde und dem extratropischen Südafrika aufgedeckt; Beispiel: die zu den *Crotoneae* gehörige Gattung *Ricinodendron* mit langstielig gefingerten Blättern (Fig. 65, S. 130) hat eine Art im Regenwalde von Senegambien bis Angola und Usambara; die zweite Art wächst in Rhodesia und Deutsch-Südwest. Andere Gattungen haben sich als gut lokalisiert gezeigt; so die jetzt etwa 80 (!) an Zahl erreichenden Arten von *Cola*, die alle tropisch und fast alle Bürger der Waldprovinz Guinea sind, viele als kleine kauliflore Schopfbäume entwickelt.

Der Raum verbietet noch mehr einzelne Belege aus der Fülle des Stoffes zu bringen; nur noch ein paar Bemerkungen über die in Afrika stets als anziehendste bizarre Landschaftsform entwickelte Gattung *Euphorbia*. »Man wird den Formenreichtum Afrikas auf mindestens 400 Arten schätzen dürfen; jede Expedition bringt neue Typen. Nicht wenige von ihnen sind Charakterpflanzen des Erdteils.« Auf die gewöhnlichen mediterranen Formen und Arten südwärts folgend eröffnet *Eu. Guyoniana* diese auffallende Physiognomie auf Sanddünen an der Grenze gegen die Sahara. Schon in Südmarokko treten sukkulente Wolfsmilche aus der Gruppe *Diacanthium* auf, welche den schwierigsten Verwandtschaftskreis der ganzen Gattung bildet; alles kaktusähnliche Sträucher oder Bäume von Kandelaberwuchs, oder aber mit kurzen, dicken gestutzten Kegelstämmen, mit an der Spitze schopfartig gehäuftten Ästen. Ein Teil davon hat sein Entwicklungszentrum in den tropischen Gebieten und, als phylogenetisch alter Verwandtschaftskreis, darüber hinaus bis Kap und Marokko, *Eu. Nyikae* am Kilimandscharo (Fig. 78) usw., *grandidens* (F. 79) verbreitet in Südafrika. Ein zweiter (kleiner) Teil ist nur ostafrikanisch, ein dritter reicht vom artenreichen Somalilande bis Transvaal und Angola, und der vierte Teil umfaßt nur zwergartige Sukkulente Südafrikas. Diesem letzten schließt sich in Physiognomie



und Verbreitung eine andere Gruppe (Sect. 18. *Medusea*) an: alle im Kaplande, ausgezeichnet durch Inflorescenzstiele, welche nach der Blüte mehrere Jahre stehen bleiben und verholzen. So ist es von großer Bedeutung, daß in diesen wie in anderen Gruppen grade *Euphorbia* eine scharf zwischen Ost- und Südafrika gesonderte Entwicklung zeigt, und in Ostafrika hebt sich durch eigenen Reichtum besonders das nordostafrikanische Hochland heraus. — Dagegen spielen im Waldgebiet von Guinea mit dem größten Formenreichtum von Euphorbiaceen ganz andere Gattungen und Lebensformen ihre Rolle, 20 m hohe Bäume mit lederartigen festen Blättern, oft mit Träufelspitze, kletternde Lianen u. a., und diese Urwaldflora erlischt nordwärts in der Parksteppenprovinz. Als große (50 Arten) endemisch-afrikanische Gattung ist *Cluytia* zu nennen.

Diese Beispiele aus dem vorliegenden Bande zeigen seine Benutzungsart für weitere Ableitungen. »Es ist das erste Mal,« sagt Engler an der Spitze seiner eigenen Ableitung wichtiger allgemeiner Ergebnisse, die jeder zunächst studieren wird, »daß der Versuch gemacht wird, die Flora eines ganzen großen, durch die subtropische und tropische Zone sich erstreckenden Erdteils zu analysieren und die verwandtschaftlichen Beziehungen derselben zu allen benachbarten Erdteilen darzulegen.« So bespricht er zunächst die Wanderungswege, nennt die Pantropisten, die Paläotropisten nach Arten und Gattungen, dann die besonderen, auffallenden Verbreitungserscheinungen, welche Teile von Afrika (West- oder Ost-Afrika) ausschließen, dabei aber Madagaskar, oder Indien und das tropische Amerika einbeziehen: also die Rätsel der Verbreitung, bez. der Phylogenie. Wichtig ist dann die Liste der endemischen Gattungen des tropischen Westafrikas, welche nur mit solchen des tropischen Asiens verwandt sind (etwa 15). Ebenso werden besonders auffällige Beziehungen zwischen Kap und Mediterranflora, zwischen Süd- und Nordostafrika (Somali) aufgeführt, ihre Erklärung auf klimatisch hervorgerufene Lücken zurückgeführt. Der Schluß von Englers Abhandlung über Herkunft, Alter und Verbreitung extremer xerothermer Pflanzen (Berliner Ak. 1914) wird S. 853—863 nochmals zum Abdruck gebracht.

Es mag daran erinnert werden, daß die Bände II und III der »Charakterpflanzen« sich insbesondere anschließen an den »Allgemeinen Überblick« in Band I, dessen 3. Teil (S. 937—973) eine kurze Übersicht der Formationen gibt, mit den halophilen beginnend und mit den xerophilen endend. Hier werden, wie überhaupt in dem vorhergehenden und nach großen klimatischen Gebieten geordneten Text mit seinen breiten Aufzählungen, physiognomischen Schilderungen und auch zahlreich analytischen Pflanzenbildern, die Systemgruppen und Arten genannt,



deren genauere systematische Zusammenfassung Bd. II und III bringen. Ein spezieller pflanzengeographischer Band, der auf den Schluß der »Charakterpflanzen« folgen sollte, bleibt unausgeführt und ist zur Zeit im Hinblick auf Bd. I am ersten zu entbehren. Das Ganze ist eine Leistung, welche der bekannten unermüdeten Arbeitslust und -kraft Englers das beredteste Zeugnis des Ruhmes ausstellt, und nicht minder der hilfreichen Tätigkeit aller seiner Mitarbeiter draußen in der Natur und daheim im Museum.

Drude.

## Rübel, E., Geobotanische Untersuchungsmethoden.

Bornträger, Berlin. 1922. 290 S., 69 Textfig., 1 Taf.

Die »geobotanischen Untersuchungsmethoden« des Verf.s stellen insofern ein Novum dar, als es bis jetzt ein Buch, das die Praxis des geobotanischen Arbeitsgebiets behandelt, noch nicht gibt, von den »Research methods in ecology« von Clements abgesehen, die der Valutaverhältnisse halber deutschen Lesern unzugänglich sind. Nach einer allgemeinen Einleitung über Wesen und Ziele der Geobotanik bespricht Verf. im ersten Teil die Standortsfaktoren und ihre Messung. Die verschiedenen Methoden der Messung von Wärme, Licht und Feuchtigkeit werden eingehend behandelt, zahlreiche Apparate durch Figuren wiedergegeben. Allenthalben vermag Verf. über eigene Erfahrungen zu berichten. Bei den biotischen Faktoren wird auch den Eingriffen durch den Menschen (Schwenden, Mähen, Weiden, Düngen usw.) weitgehend Rücksicht getragen. Die gegenseitige Ersetzbarkeit der Faktoren (klimatische durch klimatische, klimatische durch edaphische usw.) wird an zahlreichen Beispielen erläutert. Der zweite Teil handelt von der Untersuchung der Pflanzenbestände. Hier wird dem neuesten Stand der pflanzengeographischen Forschung, wie sie ja vor allem in der Schweiz gepflegt wird, Rechnung getragen. Begriffe wie Abundanz, Konstanz und Gesellschaftstreue werden genau umgrenzt, die verschiedenen Methoden der Abundanzbestimmung (Schätzungsmethode, gewichtsanalytische Methode, Zählmethode) in ihrer Tragweite und praktischen Anwendbarkeit gewertet, und zur Veranschaulichung werden empirische Bestandsaufnahmen — teils vom Verf., teils von anderen Forschern — herangezogen. Am Schlusse behandelt Verf. die Kartographie, gibt einen Überblick über das bereits Geleistete und entwickelt eine Reihe von praktischen Vorschlägen, die bei der künftigen Kartierung berücksichtigt werden sollen. Zusammenfassend kann gesagt werden, daß das Rübel'sche Buch jedem, der sich mit pflanzengeographischen Untersuchungen beschäftigt, wertvolle Anhaltspunkte besonders hinsichtlich der Praxis geben wird, und er findet darin auch überall die neueste Literatur verzeichnet, die ihn mit speziellerer Detailarbeit vertraut macht. Stark.

- α) Rietz, G. E. du, Fries, Th. C. E., und Tengwall, T. Å., Vorschlag zur Nomenklatur der soziologischen Pflanzengeographie.

Svensk bot. tidskr. 1918. 12, 145—170.

- β) —, —, Osvald, H., und Tengwall, T. Å., Gesetze der Konstitution natürlicher Pflanzengesellschaften.

Vetenskapl. och prakt. unders. i Lappland. Flora och Fauna 7. Uppsala und Stockholm. 1920. 47 S. 5 Taf.

- γ) —, Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie.

Uppsala. 1921. 272 S. 21 Textfig.

Die Arbeiten enthalten Programm und Hauptergebnisse der von R. Hult und R. Sernander gegründeten pflanzensoziologischen Upsala-schule. Es sind Kampfschriften für die Anerkennung der wissenschaftlichen Selbständigkeit der Pflanzensoziologie, der »Wissenschaft von den natürlichen Pflanzengesellschaften«. (γ, 17.)

Der Schwerpunkt liegt bei der Frage: Sind die Gesetzmäßigkeiten der Pflanzenbestände lediglich der unmittelbare Ausdruck für die Einwirkung der Umwelt und der Geschichte, oder zeigt sich zwischen den Teilen der Pflanzenbestände eine ausgeprägte Eigengesetzlichkeit wie innerhalb eines Organismus. Die Verff. bejahen die 2. Möglichkeit und glauben, daß diese Eigengesetzlichkeit von den bisherigen Pflanzengeographen, bezw. -soziologen nur deshalb nicht richtig erkannt wurde, weil sie zu »deduktiv« arbeiteten, d. h. mit einer vorgefaßten Meinung von einem fixen Zusammenhang zwischen Umwelt und Flora oder zwischen Geschichte und Flora (vgl. unten Climax-theorie) an die Erforschung der Pflanzenbestände herantraten.

Als Schutzmittel gegen eine derartige Voreingenommenheit betrachten die Verff.:

1. eine »induktiv« gewonnene, pflanzensoziologische Nomenklatur, die sich nur auf floristische Merkmale gründet (α, 166). Die Brüsseler Nomenklaturregeln lehnen sie als Kompromiß zwischen Deduktion und Induktion ab (α, 167) und definieren z. B. die pflanzensoziologische Einheit, die Assoziation, als »eine Pflanzengesellschaft von bestimmter floristischer Zusammensetzung und Physiognomie«. (α, 166).

2. Eine induktive Aufnahme der Pflanzenbestände, ebenfalls nach rein floristischen Grundsätzen. Verff. benutzten hierzu im wesentlichen die von Raunkiaer und den Schweizer Pflanzengeographen viel verwendete Quadratmethode, die z. T. speziellen Zielen der Verff. ange-

paßt wurde. Insgesamt haben sie so 20 000 Quadrate zwischen 0,01 und 16 qm auf ihren Pflanzenbestand hin analysiert. Ein sehr erheblicher Wert der Arbeiten liegt sicher in der eingehenden kritischen Untersuchung über Eignung, Fehlerquellen usw. dieser Methode. Leider fehlt eine Angabe nach welchem — objektiven — Grundsatz die Quadrate über den zu untersuchenden Bestand ausgelegt wurden.

Aus diesen induktiven Aufnahmen von Pflanzenbeständen glauben die Verff. für die natürlichen Bestände Skandinaviens folgende Schlüsse ziehen zu dürfen:

1. Die (sehr weitgehend unterschiedenen) Assoziationen sind sowohl im Raume wie dem Begriff nach diskontinuierlich; d. h. einerseits sind die räumlichen Grenzen zwischen zwei benachbarten Assoziationen im allgemeinen scharf und andererseits fehlen intermediäre Flecken, welche Übergänge zwischen zwei verschiedenen Assoziationen darstellen, oder sie sind zum mindesten erheblich seltener als die »typischen« Assoziationen ( $\gamma$ , 189ff.). Insbesondere belegt dies du Rietz durch Untersuchungsergebnisse an Flechtenassoziationen seines Hauptuntersuchungsgebietes, der Insel Jungfrun.

2. Die Assoziationen sind charakterisiert durch die sog. Konstanzgesetze ( $\beta$ , 10—35 und  $\gamma$ , 144, 145), deren Hauptsätze folgenden Inhalt haben:

a) unter den Pflanzenarten einer Assoziation lassen sich drei Gruppen unterscheiden: die konstanten, die akzessorischen und die zufälligen Arten (also entsprechend der Einteilung durch die Züricher Pflanzengeographen).

b) Diese drei Gruppen (vor allem die erste und zweite) sind scharf geschieden. Die Konstanten kommen in »Minimiarealen« (bei nordischen Assoziationen meist 1—4 qm) stets (bzw. mindestens in 90%) vor. Die akzessorischen Arten werden dagegen höchstens bei einer sehr großen Arealausdehnung und die zufälligen Arten überhaupt nie konstant.

c) »Der überwiegende Teil der Vegetationsmasse eines jeden einzelnen Fleckes wird in der Regel aus den Konstanten der betr. Assoziation gebildet.« ( $\beta$ , 12).

d) Ordnet man die Arten einer Assoziation nach Konstanzklassen, (entsprechend ihrem prozentualen Vorkommen in den Untersuchungsquadraten), so erhält man fast stets zwei Maxima: eines über den Arten der höchsten (90—100%); sowie eines über den Arten der niedersten (1—10%) Klasse.

e) Eine Anzahl der Konstanten (mindestens immer eine) begleitet die Assoziation durch ihr ganzes Ausbreitungsgebiet und durch ihre sämtlichen Varianten.



Zur Erklärung dieser Gesetzmäßigkeiten stellen Verff. die Hypothese auf, daß der Kampf ums Dasein im Lauf der Entwicklung in den Assoziationen Lebensgemeinschaften ausgewählt haben soll, die durch ihre Zusammensetzung die minder geeigneten niedergerungen haben.

Methodologisch scheint dem Ref. im Nachweis dieser gesamten Gesetzmäßigkeiten eine wesentliche Beweislücke darin zu liegen, daß keine einwandfreien (zum mindesten keine »induktiven«) Mittel angegeben werden, wodurch die von den Upsalaer Verff. anerkannten echten Assoziationen sich von Bestandsmischungen (nicht Übergangsbeständen!) grundsätzlich unterscheiden lassen. Sehr viele — vielleicht die meisten — heutigen Pflanzengeographen und — soziologen sehen in dieser Frage lediglich eine begriffliche Unterscheidung. In Schweden vertreten z. B. Samuelsson und Melin diese Ansicht. Demgegenüber führen die Upsalaer Verff. eigentlich nur 2 Unterscheidungsmittel an, die kaum allgemein beweiskräftig scheinen:

1. Die Gültigkeit der oben erwähnten Gesetze für echte Ass. ( $\beta$ , 22) — das ist doch ein sichtlicher Zirkelschluß und

2. den »guten soziologischen Blick« ( $\gamma$ , 214) der diese Unterschiede erkennen soll, — das ist ein derart subjektiver Maßstab, daß er allen Vorurteilen Tür und Tor offen hält. Hier liegt noch ein weites Feld für vorurteilsfreie Untersuchungen, die sich aber nicht auf einige ausgewählte Beispiele beschränken dürfen. M. E. läßt sich auch erst dann ein sicherer Entscheid über die Richtigkeit der angeführten Gesetze treffen, wenn diese Vorfrage gelöst ist.

Die Eingliederung der Pflanzensoziologie und -geographie in die Biologie wird bei du Rietz ( $\gamma$ , 18 ff.) recht gründlich besprochen, im Anschluß an S. Tschuloks System der Biologie (1910) aber unter Betonung der Eigenart der Pflanzensoziologie. Des Verf.s Anschauungen stehen und fallen m. E. mit der Annahme der Assoziationen als Lebensgemeinschaften mit hoch entwickelter Eigengesetzlichkeit. Weite Zustimmung findet sicher das Bedauern des Verf.s über die geringe Berücksichtigung der Pflanzengeographie in den deutschen Lehrbüchern der Botanik.

Die Frage Induktion — Deduktion steht auch in der umfangreichen kritischen Darstellung der pflanzensoziologischen Problementwicklung bei du Rietz ( $\gamma$ , 36 ff.) im Vordergrund. Namentlich die Warming-Schimperische Richtung der ökologischen Pflanzengeographie erfährt darum scharfe Kritik, weil sie besonders stark von einem »fixen Zusammenhang zwischen morphologischem Bau, physiologischer Funktion und ökologischen Lebensverhältnissen« überzeugt war und so nach Verf. versucht hat, vorwiegend aus morphologischen Beobachtungen



die Standortsbedingungen und die physiologischen Eigentümlichkeiten der betr. Pflanzen abzuleiten. Die heutige Pflanzenphysiologie hat ja wiederholt verschiedene Schwächen dieser Anschauung aufgedeckt («physiologische Trockenheit» der Salz- und Moorpflanzen!). Auch ist der von den Upsalern vertretene Grundsatz, daß die pflanzensoziologische Forschung induktiv arbeiten müsse und sich nicht durch eine vorgefaßte Meinung beeinflussen lassen dürfe, eigentlich so selbstverständlich, daß du Rietz mit Recht den Kampf um diesen Satz als ein Zeichen für die Jugend der pflanzensoziologischen Wissenschaft anspricht. Lars-Gunnar Romell, hat aber in einer Kritik an den Anschauungen der Upsalaer Verff.<sup>1</sup> doch wohl recht, wenn er sagt, eine rein induktive Methode könne höchstens »doubler la nature par des listes d'espèces imprimées«. Die pflanzensoziologische Lehre kann ohne Deduktion nicht auskommen. Es ist daher eine historische Ungerechtigkeit, wenn du Rietz in seiner Ablehnung jeder Deduktion übersieht (oder es mindestens nicht ausspricht), daß es ein großes Verdienst der Warming-Schimperischen Richtung war, in sehr vielen Fällen die Wirkung ökologischer Faktoren nachgewiesen zu haben. Es ist höchstens die Kritik berechtigt: ob etwa die ökologischen Faktoren überschätzt wurden und wie weit wir das Wirken anderer Faktoren anerkennen müssen.

In ähnlicher Weise wie mit den Ökologen setzt sich du Rietz mit der Climaxtheorie Clements auseinander. Diese pflanzensoziologische Anschauung, die in letzter Zeit in N. Amerika und z. T. auch in England viel Anklang fand, arbeitet nach den Verff. heutzutage noch am stärksten »deduktiv«, da sie die augenblicklichen Vegetationsbestände als Glieder in der Entwicklung auf eine hypothetische, den ökologischen Bedingungen genau angepaßte Endformation (Climax) hin betrachten.

Auch die übrigen pflanzengeographischen Richtungen und Anschauungen werden so eingehend geschildert wie sonst kaum irgendwo. (Warum fehlt übrigens: Kraus, Klima und Boden auf kleinstem Raum?) Aber leider tritt überall die Frage: induktiv-deduktiv derart in den Vordergrund, daß man trotz der Reichhaltigkeit und ausgezeichneten Darstellungsweise kein recht befriedigendes Bild der gesamten Problem-entwicklung erhält. Mag man jedoch auch einzelne Anschauungen der Upsalaer ablehnen, unbedingt wird man neben der Fülle von Beobachtungen und Ideen, die hier nur angedeutet werden konnten, das ernste Ringen nach einer methodologisch einwandfreien Arbeitsweise anerkennen müssen.

Walter Zimmermann.

<sup>1</sup>) Svensk bot. tidskr. 1920. 14, 139.

**Demeter, K., Vergleichende Asclepiadaceenstudien.**

Flora, 1922. N. F. 15, 130—176. 15 Textabb.

Die Asclepiadaceen besitzen, wie seit Delpinos Beobachtungen bekannt ist, die eigenartige Bestäubungseinrichtung der Translatoren. Es sind dies formbeständige, klebrige Sekretgebilde, die einerseits mit dem Pollen und andererseits mit dem Insekt in Verbindung treten.

Verf. hat nun bei seinen vergleichenden entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen über die Fortpflanzungseinrichtungen bei den Apocynaceen und Asclepiadaceen festgestellt, daß auch bei *Apocynum cannabinum* ein ähnlicher Translator gebildet wird. Es handelt sich um einen elastisch-klebrigen »Teller«, der ähnlich wie bei den Asclepiadaceen subkutikular vom Griffelkopf ausgeschieden wird und in gleicher Weise wie bei *Periploca* den Pollen auffängt. Verf. nimmt die Übertragung des Translators durch Insekten an, da das fertige Sekretgebilde nur ganz lose dem *Gynostegium* ansitzt. Er konnte diesen Vorgang allerdings wegen mangelnden Insektenbesuchs (die Untersuchungen fanden im Münchener Botanischen Garten statt) nicht beobachten. Falls die Annahme des Verf.s zutrifft, stellt *A. cannabinum* eine Übergangsform zwischen der Mehrzahl der Apocynaceen, die vermittels ungeformten Schleimes den Pollen übertragen, und den Asclepiadaceen mit ihren komplizierten Translatoren dar.

Die Entstehung dieser Bestäubungsorgane hat Verf. ebenfalls genauer untersucht und festgestellt, daß sie sowohl morphologisch wie hinsichtlich der Entstehungsweise und Entstehungsfolge grundsätzlich bei allen Arten übereinstimmen. Wegen der Einzelheiten sei auf die Arbeit selbst verwiesen. Es sei hier nur erwähnt, daß die Gestalt des Löffelstiels bei der Unterfamilie der *Periplocoideen* dadurch zustande kommt, daß das Sekret sich in eine Art Form ergießt und daß der »Klemmkörper« der *Cynanchoideen* durch ungleichzeitige Bildung und Abrollen einer Sekretplatte von den Rändern her entsteht.

Die Reduktion der Pollenfächer bei den Asclepiadaceen auf zwei betrachtet der Verf. als Folge der Umwandlung der Antherenseiten zu den sogenannten Leitschienen. Diese Reduktion ist bei den Apocynaceen durch eine teilweise Rückbildung des äußeren Pollenfaches bereits eingeleitet. Da auch die Infloreszenzen in beiden Familien terminal angelegt werden (im Gegensatz zu den Anschauungen Schuhmanns), hält Verf. die Ansicht Jussieus für berechtigt, Apocynaceen und Asclepiadaceen zu einer Familie zu vereinigen.

Walter Zimmermann.

**Lindau G., Kryptogamenflora für Anfänger. II. Band.**  
 1. Abteil. Die mikroskopischen Pilze.

2. Aufl. Springer, Berlin, 1922. (22) und 222 S. 400 Abb. im Text.

Die treffliche Eignung dieser Kryptogamenflora, die nicht nur Anfängern von Nutzen ist, wurde schon von sämtlichen Referenten dieser Zeitschrift betont, findet sich auch durch die verhältnismäßig rasche Folge der Neuauflagen bestätigt. Der vorliegende 2. Band, 1. Teil enthält nur noch außer einigen der wichtigsten Bakterienformen die Myxomyzeten, Oomyzeten, Zygomyzeten und Askomyzeten, während die Rost- und Brandpilze mit den<sup>1</sup> Fungi imperfecti zu einem zweiten Teil vereinigt werden sollen. Im übrigen ist kaum Wesentliches an der bewährten Darstellung geändert worden.

Rawitscher.

**Sorauer P., Handbuch der Pflanzenkrankheiten. Vierte,**  
 vollständig neu bearbeitete Auflage, zweiter Band: „Die  
 pflanzlichen Parasiten.“ Erster Teil. Unter Mitwirkung  
 von Regierungsrat Dr. E. Riehm herausgegeben von  
 Prof. Dr. G. Lindau.

P. Parey, Berlin. 1921.

Der nunmehr vorliegende erste Teil des zweiten Bandes behandelt die Pflanzenschädlinge aus dem Pilzreich mit Ausnahme der Basidiomyzeten, die im zweiten Teil nachfolgen sollen. Die Anordnung ist im großen Ganzen die alte geblieben, die Peronosporineen sind von Riehm, alles übrige von Lindau bearbeitet. Wo sich neues Material findet — bei den Bakteriosen sind einige Abschnitte hinzugekommen — scheint es Ref. gut verarbeitet. Mißlich scheint ihm aber, daß bei der wörtlichen Übernahme von Abschnitten aus der vorigen Auflage auch veraltetes stehen geblieben ist; so wird bei den Erysiphazeae S. 248 zur Bekämpfung des Rebenmeltaus noch immer — ganz wie 1908 — das Überpudern mit Schwefelblumen mittels Handblasebalges oder Schwefelquaste empfohlen und von Anwendung kostspieligerer Apparate abgeraten. Trotzdem und trotz der mancherlei sinnstörenden Druckfehler, die sich vom Vorwort ab bemerkbar machen, wird man diese neueste Auflage sehr begrüßen.

Rawitscher.

<sup>1</sup>) neu hinzukommenden.



## Neue Literatur.

## Allgemeines.

- Borzi, A.**, *Filosofia Botanica*. (Libreria di Scienze e Lettere. Rom. 1920. 344 S.)  
**Reinke, J.**, *Grundlagen einer Biondynamik*. (Abh. z. theoret. Biologie. H. 16. Berlin. 1922. 160 S.)

## Zelle.

- Dangeard, P. A.**, Sur la structure de la cellule chez les Iris. (C. r. ac. sc. Paris. 1922. 157, 7 ff.)  
**Friedrichs, G.**, Die Entstehung der Chromatophoren aus Chondriosomen bei *Helodea canadensis*. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1922. 61, 430—458. 1 Taf.)  
**Lichtenstein, S.**, Agglutination bei Algen, Hefen und Flagellaten. Zur Frage d. Mechanismus d. Zellreaktion. (Sitzungsber. Preuß. Ak. Wiss. Physik-math. Kl. 1922. 13, 127—134.)

## Morphologie.

- Obaton, F.**, Sur le nanisme des feuilles des arbres. (Rev. gén. d. Bot. 1922. 34, 264—279. 8 Fig.)

## Physiologie.

- Asahina, Y. und Fujita, A.**, Zur Kenntnis des Anemonins. (Acta Phytochimica. Tokyo. 1922. 1, 1—42.)  
**Bachmann, F.**, Studien über Dickenänderungen von Laubblättern. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1922. 64, 372—429. 12 Textfig.)  
**Dangeard, P. A.**, Recherches sur l'assimilation chlorophyllienne. I. La culture des algues. (Le Botaniste. 1921. 14, 1—98.)  
**Goldschmidt, V. H. og Johnson, E.**, Glimmermineralernes betydning som Kalkkilde for planterne. (Norges geologiske undersøkelse Nr. 108. Kristiania. 1922. 89 S.) Deutsche Zusammenfassung.  
**Kolkwitz, R.**, Pflanzenphysiologie. Versuche und Beobachtungen an höheren und niederen Pflanzen einschließlich Bakteriologie und Hydrobiologie mit Planktonkunde. 2., umgearb. Aufl. Jena. G. Fischer. 1922. (VI, 304 S., 12 Taf. u. 153 Textabb.)  
**Northrop, J. H.**, Does the kinetics of trypsin digestion depend on the formation of a compound between enzyme and substrat? (Journ. Gen. Physiol. 1922. 4, 487—510, 4 Textfig.)  
**Redfern, Gladys M.**, On the Absorption of Ions by the Roots of Living Plants. I. The Absorption of the Ions of Calcium Chloride by Pea and Maize. (Ann. of Bot. 1922. 36, 167—174.)  
**Schönbrunn, Bruno**, Über den zeitlichen Verlauf der Nitrifikation, unter besonderer Berücksichtigung der Frage nach dem periodischen Einfluß der Jahreszeit. Mit 6 Kurven. (Centralbl. f. Bakt. Abt. II. 1922. 56, 545—565.)  
**Stark, P. und Drechsel, O.**, Phototropische Reizleitungsvorgänge bei Unterbrechung des organischen Zusammenhangs. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1922. 61, 339—371. 17 Textfig.)  
**Vorbrodt, M. W.**, Les bases azotées dans le mycelium d'*Aspergillus niger*. (Bulletin de l'Acad. Polonaise les Sc. et des Lettr. Série B. Janv.-Déc. 1921.)  
**Werdermann, Erich**, Können transversalphototropische Laubblätter nach Zerstörung ihrer oberen Epidermis die Lichtrichtung perzipieren? (Beitr. z. allg. Bot. 1922. 2, 248—275. 2 Textfig.)

## Fortpflanzung und Vererbung.

- Bauer, R.**, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Polygonaceenblüten. (Flora. 1922. N. F. 15, 273—292. 3 Taf.)



- Collins, E. J., Variegation and its inheritance in *Chlorophytum elatum* and *Chlorophytum comosum*. (Journ. of Genetics. 1922. 12, 1—18. 8 Taf., 3 Textfig.)
- Dahlgren, K. V. O., Vererbung der Heterostylie bei *Fagopyrum* (nebst einigen Notizen über *Pulmonaria*). (Hereditas. 1922. 3, 11—99.)
- Fox, H. M., Lunar Periodicity in Reproduction. (Nature. 1922. 109, 237—238.)
- Haan, H. R. M. de, Contribution to the knowledge of the morphological value and the phylogeny of the ovule and its integuments. Inaug.-Diss. Groningen. 1920. 106 S. 12 Textfig.
- Holm, Th., Seasonal dimorphism in *Arisaema triphyllum*. (Amer. Midland Naturalist. 1922. 8, 41—48. 5 Fig.)
- Morgan, T. H., The Mechanism of Heredity. (Nature. 1922. 109, 241—244, 275—278, 312—313.)
- Noack, K. L., Entwicklungsmechanische Studien an panachierten *Pelargonien*. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1922. 61, 459—534. 56 Textfig.)
- Riede, W., Die Abhängigkeit des Geschlechts von den Außenbedingungen. (Flora. 1922. N. F. 15, 259—272.)
- Schwarzenbach, F., Untersuchungen über die Sterilität von *Cardamine bulbifera* (L.) Crantz unter Annahme eines hybriden Ursprungs dieser Art. (Flora. 1922. N. F. 15, 3 Taf. 22 Textfig.)
- Troll, K., s. unter Ökologie.

### Algen.

- Oye, P. van, Zur Biologie des Potamoplanktons auf Java. (Internat. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrographie. 1921. 10, 362—393.)

### Bakterien.

- Kirchensteins, Aug., Sur la structure et le mode de développement du bacille tuberculeux. (Ann. Inst. Pasteur. 1922. 36, 416—421, 6 Textfig.)
- Lipman, Ch. B., Orthogenesis in Bacteria. (Americ. Naturalist. 1922. 56, 105—115.)
- Löhnis, F., Zur Morphologie und Biologie der Bakterien. (Centralbl. f. Bakt., Abt. II. 1922. 56, 529ff.)
- , Studies upon the Life Cycles of the Bacteria. Part. I. (Mem. Nat. Acad. Sci. 2. M. 1921. 252 S.)
- Schönbrunn, B., s. unter Physiologie.
- Veillon, R., Sur quelques microbes thermophiles strictement anaérobies. (Ann. Inst. Pasteur. 1922. 36, 422—438. 4 Textfig.)
- Winogradsky, S., Eisenbakterien als Anergieoxydanten. (Centralbl. f. Bakt., Abt. II. 1922. 57, 1ff.)

### Pilze.

- Blumer, S., Die Formen der Erysiphe cichoracearum DC. (Centralbl. f. Bakt., II. Abt. 1922. 57, 45ff. 3 Textfig.)
- Michael, E., Führer für Pilzfreunde. Syst. geordnet und gänzl. neu bearb. von R. Schulz. Ausg. E. Voraussichtl. 10 Lfg. Lfg. 1. (IV, 32 S.) Zwickau Sa.: Förster & Borries. 1922.
- Schaffnit, E., s. unter angewandte Botanik.
- Vorbrodt, M. W., s. unter Physiologie.
- Zikes, Beitrag zum Volutinorkommen in Pilzen. (Centralbl. f. Bakt., Abt. II. 1922. 57, 21ff.)

### Flechten.

- Bioret, G., Les Graphidées corticoles. Etude anatomique biologique. (Ann. Sc. nat. Bot. 1922. 10. Ser. 4, 1—71, Pl. 1—11.)
- Mellor, E., Les Lichens vitricoles et la détérioration des vitraux d'église. (Rev. gén. d. Bot. 1922. 34, 280—286, Pl. 5—8.)
- Moreau, F., Recherches sur les Lichens de la famille des Stictacées. (Ann. Sc. nat. Bot. 1921. 3, 297—376, 20 Textabb., 4 Taf.)

## Farnpflanzen.

- Browne, J. M. P.**, Anatomy of *Equisetum giganteum*. (Bot. Gaz. 1922. **73**, 447—468. 7 Textfig.)  
**Weber, U.**, Zur Anatomie und Systematik der Gattung *Isoetes* L. (Hedwigia. 1922. **63**, 219—261.)

## Angiospermen.

- Kolkwitz, R.**, Pflanzenforschung. 1. Phanerogamen (Blütenpflanzen). Mit 1 farb. Taf. u. 37 Textabb. Jena, G. Fischer. 1922. (V, 64 S.)  
**Palm, B.**, Das Endosperm von *Hypericum*. (Sv. Bot. Tidskr. 1922. **16**, 60—68.)

## Pflanzengeographie, Floristik.

- Jäggli, M.**, Il delta della Maggia e la sua vegetazione. 174 S., 1 Karte, 5 Taf., 1 Profil.  
**Köppen, W.**, Pflanzengemeinden und Klima in der Tundra. (Petermanns Mitt. 1922. **68**, 6.)  
**Oye, P. van**, s. unter Algen.

## Teratologie und Pflanzenkrankheiten.

- Costerus, J. C.**, and **Smith, J. J.**, Studies in tropical teratologie. (Ann. Jard. Bot. Btzg. 1922. **32**, 1—42, Pl. 1—12.)  
**Kirby, R. S.**, The take-all disease of cereals and grasses. (Phytopathology. 1922. **12**, 66—88, Taf. 2—3, 3 Textfig.)  
**Lafferty, H. A.**, The »browning« and »steam-break« disease of cultivated flax (*Linum usitatissimum*), caused by *Polyspora Lini* n. gen. et sp. (Proc. R. Dublin Soc. 1921. **16**, 248—274. Taf. 8—10.)  
**Morstatt, H.**, Die wissenschaftlichen Grundlagen der Pflanzenpathologie. (Angew. Botanik. 1922. **4**, 16—32.)  
**Murphy, P. A.**, The bionomics of the conidia of *Phytophthora infestans* (Mont.) De Bary. (Proc. R. Dublin Soc. 1922. **16**, 442—466.)  
—, The sources of infection of potato tubers with the blight fungus *Phytophthora infestans*. (Ebenda. 353—368.)

## Angewandte Botanik.

- Eckstein, F.**, Abwehr gegen Tachineninfektion. Vorläufige Mitteilung. (Centralbl. f. Bakt., Abt. II. 1922. **57**, 61 ff. 3 Textfig. u. 1 Taf.)  
**Hausrath, H.**, Forstwesen. (Grundriß d. Sozialökonomik.) Mohr-Tübingen. 1922.  
**Schaffnit, E.**, Zur Bekämpfung der Pilzkrankheiten des Getreidekorns. (Zeitschr. f. wissenschaftl. Landwirtschaft. 1922. 259—283.)

## Technik.

- Brudny, V.**, Der Reinzuchtapparat. Type II. (Centralbl. f. Bakt., Abt. II. 1922. **56**, 565 ff. 2 Textfig.)  
**Richter, O.**, Beiträge zur mikrochemischen Eisenprobe. (Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. 1922. **39**, 1—28.)

## Verschiedenes.

- Wächter, W.**, August Schulz. (Naturw. Wochenschr. 1922. **37**, 297 ff.)

*Der Preis für die angezeigten Bücher ergibt sich durch Vervielfältigung der nach dem Titel stehenden Grundzahl (Gr.-Z.) mit der unten angegebenen Schlüsselzahl (S.-Z.). Die für gebundene Bücher sich ergebenden Preise sind wegen der sich schneller verändernden Herstellungskosten der Einbände nicht verbindlich. — Bei Lieferung nach dem Ausland wird in ausländischer Währung berechnet.*

**Der biologische Lehrausflug.** Ein Handbuch für Studierende und Lehrer aller Schulgattungen. Unter Mitwirkung von Prof. Dr. Deegener-Berlin, Prof. Dr. Diels-Berlin, Geh. Regierungsrat Prof. Dr. Eckstein-Eberswalde, Prof. Dr. Graeber-Berlin, Kustos Dr. Hagmeier-Helgoland, Prof. Dr. Hoffmann-Dresden, Prof. Dr. Küster-Gießen, Oberstudiendirektor Dr. Matzdorff-Berlin, Prof. Schulz-Berlin, Prof. Dr. Seedorf-Göttingen, Prof. Dr. Thienemann-Plön, Kustos Dr. Ulbrich-Berlin, Prof. Dr. Vogel-Tübingen. Herausgegeben von Prof. Dr. Walther Schoenichen. Mit 37 Abbildungen im Text. XI, 269 S. gr. 8° 1922 Gr.-Z. 6.—, geb. 9.50

Inhalt: **I. Botanik.** Botanische Lehrausflüge. Von Dr. Eberhard Ulbrich, Kustos am Botanischen Museum Berlin-Dahlem. Führungen im botanischen Garten. Von Professor Dr. Ludwig Diels, Direktor des Botanischen Gartens zu Berlin-Dahlem. — **II. Zoologie.** Der zoologische Lehrausflug. Von Dr. Paul Deegener, Professor an der Universität Berlin. Der ornithologische Lehrausflug. Von Prof. Dr. Bernh. Hoffmann-Dresden. Der entomologische Lehrausflug. Von Professor Dr. Richard Vogel, Privatdozent der Zoologie an der Universität Tübingen. Führungen im zoologischen Garten. Von Professor Dr. Walther Schoenichen-Berlin. — **III. Allgemeine Zoologie.** Der hydrobiologische Lehrausflug: I. Binnengewässer. Von Professor Dr. August Thienemann-Plön. (Mit 37 Abb.) Der hydrobiologische Lehrausflug: II. Die Meeresküste. Von Dr. Arthur Hagmeier, Kustos an der Staatlichen Biologischen Anstalt auf Helgoland. Die Untersuchung von Lebensgemeinschaften. Von Oberstudiendirektor Professor Dr. Karl Matzdorff-Berlin. Botanische und zoologische Naturdenkmäler. Von Professor Carl Schulz-Berlin. — **IV. Angewandte Biologie.** Der landwirtschaftliche Lehrausflug. Von Professor Dr. Wilhelm Seedorf-Göttingen. Ausflüge in Baumschulen und Gärtnereien. Von Professor Dr. Paul Graeber-Berlin. Volkstümliche und künstlerische Gartengestaltung. Von Professor Dr. Ernst Küster-Gießen. Der forstwirtschaftlich-biologische Lehrausflug. Von Geh. Regierungsrat Dr. Karl Eckstein, Professor an der forstlichen Hochschule Eberswalde. Der fischereiwirtschaftliche Lehrausflug. Von Geh. Regierungsrat Dr. Karl Eckstein, Professor an der forstlichen Hochschule Eberswalde.

**Die Cucurbitaceen.** Von Prof. Dr. Zimmermann, Wolfenbüttel.

Heft 1: Beiträge zur Anatomie und Physiologie. Mit 95 Abbildungen im Text. VIII, 204 S. gr. 8° 1922 Gr.-Z. 6.—

In diesem Werke hat der am Landwirtschaftlichen Institut Amani in Deutsch-Ostafrika 18 Jahre tätig gewesene Verfasser die Ergebnisse seiner Untersuchungen über die Familie der Cucurbitaceen niedergelegt. Die Untersuchungen erstrecken sich auch auf anatomische, physiologische, morphologische, biologische und pathologische Fragen, deren Bearbeitung besonders dadurch wertvoll ist, daß der Verfasser die meisten Arten auf der Versuchsstation des Instituts heranzüchtete und in den verschiedenen Entwicklungsstadien beobachten konnte. Die Arbeit beschränkt sich nicht nur auf die in Ostusambara wild wachsenden Arten, sondern auf alle dem Verfasser in der ganzen Kolonie zugänglichen Cucurbitaceen.

Heft 2: Beiträge zur Morphologie, Anatomie, Biologie, Pathologie und Systematik. Mit 99 Abbildungen im Text. IV, 185 S. gr. 8° 1922 Gr.-Z. 8.—

Inhalt: 1. Zur Morphologie der vegetativen Organe. 2. Zur Morphologie der reproduktiven Organe. 3. Die Trichome der Blüten. 4. Die Farbstoffe der reproduktiven Organe. 5. Zur Blütenbiologie. 6. Das Verhalten des trachealen Systems an Wundflächen. 7. Ueber tierische Schädlinge. 8. Fütterungsversuche. 9. Beschreibung neuer Arten und Varietäten.

**Vegetationsbilder.** Herausgegeben von Prof. Dr. G. Karsten, Halle a. S., und Prof. Dr. H. Schenck, Darmstadt.

14. Reihe, Heft 5/6: Schenck, Heinrich, Dr., Darmstadt. **Vegetationsbilder aus der Sierra de Mixteca, Mexiko.** 12 Lichtdrucktafeln mit 4 S. Text und 16 S. Tafelerklärungen. 4° (23,5×31,5 cm) 1922 Gr.-Z. 6.—

14. Reihe, Heft 7: Uphof, J. C. Th., Orlando (Florida). **Vegetationsbilder aus Kalifornien.** 6 Lichtdrucktafeln mit 10 S. Text und 6 Blatt Tafelerklärungen. 4° (23,5×31,5 cm) 1922 Gr.-Z. 3.—

Die Vegetation Kaliforniens, die in dem vorliegenden siebenten Heft geschildert wird, ist infolge des abwechslungsreichen Klimas sehr verschieden. Die überaus reizvolle Mannigfaltigkeit gelangt in den beigegebenen Abbildungen zur wirkungsvollen Darstellung.



Soeben erschienen:

# Pflanzenphysiologie als Theorie der Gärtnerei

Von

**Dr. Hans Molisch**

o. ö. Prof. und Direktor des pflanzenphysiolog. Instituts an der Universität Wien

Für Botaniker, Gärtner, Landwirte, Forstleute und Pflanzenfreunde

**Fünfte, neubearbeitete Auflage**

Mit 151 Abbildungen im Text. X, 387 S. gr. 8°. 1922

**Gr.-Z. 6.—, geb. 9.—**

**Inhalt:** I. Ernährung. 1. Die Wasserkultur. 2/3. Die unentbehrlichen und die entbehrlichen Aschenbestandteile. 4. Stickstoff. 5. Der Boden. 6. Die Düngung. 7. Die Kohlensäureassimilation. 8. Das Wasser und seine Bewegung. 9. Die Transpiration und der Transpirationsstrom in Beziehung zu gärtnerischen Arbeiten. 10. Die Wanderung der Assimilate. 11. Die Ernährung der Pilze. 12. Ernährungsweisen besonderer Art. — II. Atmung. — III. Wachstum. 1. Allgemeines. 2. Wachstum und Außenbedingungen. 3. Wachstumsbewegungen. 4. Organbildung. 5. Ruheperiode, Treiberei und Laubfall. — IV. Vom Erfrieren und Gefrieren der Pflanzen. — V. Die ungeschlechtliche und die geschlechtliche Fortpflanzung. — VI. Die Keimung der Samen. — VII. Variabilität, Vererbung und Pflanzenzüchtung. — Sachregister.

Das Erscheinen von vier Auflagen innerhalb fünf Jahren ist wohl die beste Empfehlung für dieses Buch; es nimmt bereits einen ehrenvollen Platz in der gärtnerischen und in der botanisch-fachwissenschaftlichen Literatur ein. Nach der Kritik ist es zweifellos das wertvollste Werk auf dem Gebiete der Pflanzenphysiologie. Auf dieser Höhe das Buch zu erhalten, ist der Verfasser auch in der vorliegenden Auflage bemüht gewesen.

Die neue Auflage ist genau überprüft und namentlich sind die wichtigen, neuen Versuche über Heliotropismus, über die Bedeutung der lebenden Zelle für die Saftbewegung und das Webersche Gesetz berücksichtigt.

Möllers Deutsche Gärtner-Zeitung, 8. Juli 1916: ... Jedem denkenden Gärtner sei dieses prächtige Werk zu seiner Erbauung empfohlen; es werden ihm viele genüßreiche Stunden daraus erblühen.

Naturwissenschaftl. Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtschaft, 1916, Heft 12: Ein Buch von Molisch zu lesen, ist immer ein lehrreiches Vergnügen. Die leichte Darstellung und verständliche Sprache, das auf breiter Literatur-Kenntnis basierte allgemeine Wissen, die reiche eigene Erfahrung und das liebevolle Verständnis für Beziehungen der theoretischen Erkenntnis zur praktischen Anwendung, der praktischen Erfahrung zur theoretischen Fragestellung und Begründung sind nur bei wenigen Botanikern in so harmonischer Weise vereinigt. v. Tubeuf

Der Landwirt, 1920, Nr. 41: ... Tatsächlich wird die Pflanzenphysiologie oder die Lehre von den Lebenserscheinungen der Pflanzen hier in einer Art und Weise behandelt, die für alle, die sich mit der Pflanzenkultur befassen, höchst lehrreich und leicht verständlich ist. ...

Wie der rationelle Betrieb der Tierzucht und -haltung eingehende Kenntnisse über Bau und Leben des Tieres voraussetzt, bedingt auch die Pflanzenkultur solche über die Pflanze. Wer sich diese in gründlicher und angenehmer Weise speziell über das Leben der Pflanze aneignen will, dem können wir obiges Buch bestens empfehlen.

**Schlüsselzahl ab 2. Oktober 1922: 80**



# ZEITSCHRIFT FÜR BOTANIK

HERAUSGEGEBEN

VON

HANS KNIEP UND FRIEDRICH OLTMANNS

14. JAHRGANG

HEFT 11

MIT 9 ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1922

---

Monatlich erscheint ein Heft

---

Alle für die Zeitschrift bestimmten Sendungen (Manuskripte, Bücher usw.)  
bitten wir zu richten an

Herrn Geh. Hofrat Prof. Dr. Oltmanns, Freiburg i. Br., Jacobistr. 23

# Inhalt des elften Heftes.

## I. Originalarbeit.

	Seite
A. Th. Czaja, Die Fangvorrichtung der Utriculariablase. Mit 9 Abbildungen im Text . . . . .	705

## II. Besprechungen.

Arber, E. A. N., and Lawfield, F. W., On the external morphology of the stems of Calamites, with a revision of the British species of Calamophloios and Dictyocalamites of Upper carboniferous age . . . . .	736
Buchholz, John T., Embryo development and polyembryony in relation to the phylogeny of Conifers . . . . .	745
Chamberlain, Charles S., The living Cycads and the phylogeny of seed plants . . . . .	746
Compter sen., G., unter Beihilfe von S. und G. Compter. Aus der Urzeit der Gegend von Apolda und aus der Vorgeschichte der Stadt . . . . .	737
Deecke, W., Phytopaläontologie und Geologie . . . . .	730
Dutt, C. P., Pityostrobus macrocephalus L. and H., a tertiary cone showing ovular structures . . . . .	740
Hörich, O., Über Protasolanus, eine neue Lepidophytengattung aus dem deutschen Culm und über die Gattung Asolanus Wood . . . . .	740
Huber, Bruno, Zur Biologie der Torfmoorchidee Liparis Loyselii Rich. . . . .	747
Johnson, Th., The male flowers or microstrobilus of Ginkgoanthus Phillipsii . . . . .	736
—, and Gilmore, Jane, The occurrence of a Sequoia at Washing-bay . . . . .	736
—, The occurrence of Dewalquea in the coal bore at Washing-bay . . . . .	736
Kidston, R., und Lang, W. H., On old Red sandstone plants from the Rhynie chert bed, Aberdeenshire. IV. Restorations of the vascular cryptogams and discussion of their bearing on the general morphology of the Pteridophyta and the origin of the organisation of land plants . . . . .	732
—, —, On old red sandstone plants showing structure, from the Rhynie chert bed, Aberdeenshire. V. The Thallophyta occurring in the peat bed; the succession of the plants throughout a vertical section of the bed, and the conditions of accumulation and preservation of the deposit . . . . .	733
Knudson, R., Nonsymbiotic Germination of Orchid Seeds . . . . .	748
Kräusel, R., Fossile Hölzer aus dem Tertiär von Sumatra. In Beitr. zur Geologie und Paläontologie von Süd-Sumatra. Herausgeg. von A. Tobler, Basel . . . . .	734
—, Paläobotanische Notizen V, VI. V. Über einige fossile Koniferen-hölzer . . . . .	735
—, Der Bau des Wundholzes bei fossilen und rezenten Sequoien . . . . .	735
—, Die Nahrung von Trachodon . . . . .	735
—, Über einen fossilen Baumstamm von Bolang (Java) . . . . .	735
Sahni, B., On an australian specimen of Clepsydropsis . . . . .	739
Stopes, M. C., The missing link in Osmundites . . . . .	739
Torrey, R. E., Telephragmoxylon and the origin of woodparenchyma . . . . .	738
Wieland, G. R., Monocarpy and Pseudomonocarpy in the Cycadeoids . . . . .	741
—, Distribution and relationships of the Cycadeoids . . . . .	742

## III. Neue Literatur . . . . . 748

## IV. Notiz . . . . . 752

## V. Personalsnachricht . . . . . 752

**Verlag von Gustav Fischer in Jena**

**Die botanische Mikrotechnik.** Ein Handbuch der mikroskopischen Arbeitsverfahren. Von Dr. **Hans Schneider**. Zweite Auflage des gleichnamigen Werkes von Prof. Dr. A. Zimmermann. Mit 220 Abbildungen im Text. XII, 458 S. gr. 8° 1922 Gr.-Z. 7.50, geb. 10.50

Das in Fachkreisen hochgeschätzte Werk von Zimmermann war lange Zeit vergriffen. An Stelle des Verfassers hat Dr. H. Schneider eine Neubearbeitung übernommen, aus der infolge des großen Zwischenraums zwischen der ersten und dieser neuen Auflage ein fast völlig neues Buch geworden ist. Das Buch ist kein bloßes Praktikum, in welchem der Stoff die Anordnung bestimmt, sondern es ist aufgebaut auf dem leitenden Prinzip der Technik. Ein auf solcher Grundlage bearbeitetes Werk fehlte bisher für die Botaniker. In diesen Kreisen wird es daher besonderer Beachtung sicher sein.

# Die Fangvorrichtung der Utriculariablase.

Von

A. Th. Czaja.

Mit 9 Abbildungen im Text.

## I. Einleitung.

### Historisches und bisheriger Stand der Kenntnisse von der Blase.

In der botanischen Literatur des vorigen Jahrhunderts findet sich eine Reihe von Ansätzen, den so überaus reizvollen Fangapparat der Utriculariablase zu erklären. Unter den Untersuchungen mögen nur die bemerkenswertesten von Darwin, Cohn und Büsgen Erwähnung finden, welche jedoch keine endgültigen und befriedigenden Ergebnisse brachten. Dieser negative Ausfall mag seinen Grund hauptsächlich darin haben, daß man den Vorgang des Tierfanges nicht systematisch untersuchte, besonders die Rolle des Tieres nicht durch einen künstlichen Eingriff zu ersetzen suchte. Was man daher an Tatsachen wirklich gewann, hatte meist nur den Wert von Zufallsbeobachtungen. Daneben erfuhren die Entwicklungsgeschichte der Blasen und besonders ihre anatomischen Verhältnisse weitgehende, wenn nicht vollständige Klarlegung. In diesem Zusammenhange sind zu nennen Hovelacque, vor allem Goebel und einige seiner Schüler, Schimper, Gislén u. a. Der Entomolog Brocher greift dann im Jahre 1911 das »Utricularia-problem« wieder auf. Er experimentiert jedoch nicht, sondern nach bloßem Beobachten der Pflanzen stellt er einige nichts weniger als gewagte Hypothese auf. Die erste gründlichere Untersuchung ist die von Merl (1921). Die früheren litten sämtlich an dem Mangel der Erkenntnis, daß die Blasen sich in zwei ganz verschiedenen Zuständen darstellen können, in einem reaktionsfähigen — ich führe hier meine eigenen Be-

zeichnungen ein, deren Berechtigung sich im Verlaufe der Untersuchungen herausstellen wird — und in einem reaktionsunfähigen. Merl zeigte nun, daß beide Zustände nur durch eine nach Minuten zu messende Zeitspanne voneinander getrennt sind, daß der reaktionsunfähige im Verlaufe von mindestens 15 Minuten in den reaktionsfähigen übergeht. Die Reaktion selbst erfolgt augenblicklich. Diese letztere Tatsache kannten schon die früheren Untersucher und gerade sie versetzte jene Autoren immer wieder von neuem in Erstaunen. Sodann finden die sichtbaren Vorgänge an der Blase während der Reaktion Klarlegung. Darnach sind im reaktionsfähigen oder im Zustande der Spannung die Flanken des linsenförmigen Organes eingedellt, im Augenblick der Reaktion aber geht diese Einziehung teilweise zurück. Die Klappe schlägt dabei leicht zurück, macht eine schmale Öffnung frei und schließt sich ebenso schnell wieder. Bei der Reaktion wird ein Wasserstrom eingesogen. Ausgelöst wird der Vorgang durch Berühren der vier Borsten auf der Klappe. An physiologischen Ergebnissen findet Merl folgendes. Durch Einwirken chemischer Agentien in wässriger Lösung, ebenso durch den elektrischen Strom, tritt keine Auslösung der Reaktion ein; ergebnislos verliefen auch Versuche mit Verminderung des Wasserdruckes im Versuchsgefäß. Bei allen Temperaturen zwischen  $+50^{\circ}$  und  $+1^{\circ}\text{C}$  zeigten sich die Blasen noch reaktionsfähig. Denselben geringen Erfolg hatte Merl bei Versuchen, die Blase durch narkotisch wirksame Stoffe vorübergehend außer Funktion zu setzen. Weitere Versuche mit plasmolysierenden Mitteln brachten keine eindeutigen Ergebnisse. Auf diese letzteren wird später bei der Untersuchung der Membran der Blase zurückzukommen sein. Merl kommt nach diesen mit wenig positiven Ergebnissen beendeten Versuchen zu dem Schlusse, daß die Reaktionsfähigkeit der Blase eng an den turgeszenten Zustand gebunden ist. Er findet es am nächstliegenden, sie mit den Reizvorgängen bei *Aldrovandia* und *Dionaea* zu vergleichen, doch hindern ihn die nicht eben eindeutigen oben erwähnten Ergebnisse an der endgültigen Stellungnahme.

Meine eigenen Untersuchungen im Jahre 1921 waren fast völlig abgeschlossen, als Merls Arbeit im Druck erschien. Die



Darstellung erfolgt daher völlig unabhängig von der Merls, ergänzt durch einige wenige Versuche aus dem Sommer 1922.

Meinem Chef, Herrn Professor Renner, bin ich für die Anregung zu den Untersuchungen sehr zu Danke verpflichtet.

## II. Eigene Untersuchungen.

### Die Methode der Untersuchung und das Material.

Da sich die Bauchseite und die Öffnung der Blase mit der morphologischen Oberseite des Blattes dem Beschauer zukehrt, so braucht man nur ein Blatt mit der Oberseite physikalisch nach oben zu legen, um die Öffnung in einer für alle möglichen Operationen günstigen Lage zu haben. Wie später noch erörtert wird, kann man mit den Blasen an abgetrennten Blättern unbeschadet experimentieren. Als Untersuchungsgefäße gelangten kleine Esmarch-Doppelschalen von 36 mm Durchmesser und etwa 12 mm Höhe zur Verwendung. Sie eignen sich gut zum Einlegen ganzer Blätter oder Blattstücke, besonders dann, wenn die Lösungen stunden- oder tagelang einwirken sollen, ferner auch zur mikroskopischen Beobachtung. Die künstliche Auslösung der Klappenreaktion geschah mit einer feinen Präpariernadel, deren spitzes Ende auf etwa 1 mm rechtwinklig umgebogen war. Die Beobachtung erfolgte mit dem binokularen Regaudschen Stativ mit Objektiv  $a_3$  und den orthoskopischen Okularen  $f = 15$  mm und  $f = 9$  mm<sup>1</sup>.

Untersucht wurden die Blasen von *U. intermedia* und *U. neglecta*, die allein in der Umgebung Jenas vorkommen. Einige Beobachtungen wurden auch an *U. vulgaris* gewonnen.

### A. Der Bau der Blase.

#### 1. Die Gestalt der Blase und ihre Änderung durch das Springen.

Durch die Untersuchungen Merls ist, wie eingangs schon erwähnt, bekannt geworden, welche sichtbaren Anzeichen jeweils mit den beiden Zuständen der Blase verbunden sind und welche Änderungen durch die Reaktion eintreten. Zum besseren Verständnis der nachfolgenden Ausführungen möge daher kurz

<sup>1</sup>) Diese Okulare wurden mir von den Zeißwerken durch Herrn Prof. Siedentopf in dankenswerter Weise vorgeschlagen und zur Verfügung gestellt.

an das allernötigste über die Gestalt und die Änderungen erinnert werden.

Die Blase ist ein mehr oder weniger rundlicher, abgeflachter Körper von etwa linsenförmiger Gestalt. Zur Orientierung bestimmter Gegenden an der Blase diene die Abb. 1. Die flachen Seiten sind jedoch nicht gleichmäßig eben oder schwach gewölbt, sondern dicht hinter der Öffnung liegt jederseits eine Einziehung, die sich von hier flach weiter erstreckt bis zum Ansatz des Stielchens, und die Bauchseite besonders in ihrem

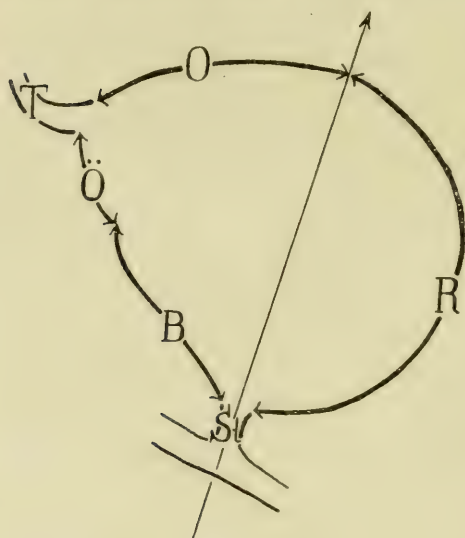


Abb. 1.

unteren Teile besonders verjüngt erscheinen läßt (von vorn betrachtet!). Die Öffnung steht trichterförmig erweitert über diesen flachen Teil der Blase vor, während die Rückenseite gleichmäßig gewölbt ist. Unter der Öffnung läßt sich auf der Bauchseite ein vortretender Wulst erkennen. Wird nun die Blase auf die oben beschriebene Weise zum Springen gebracht, so ist für den Beobachter das sichtliche Verblassen der anfänglich

tiefen Schatten neben der leichten Erschütterung die zunächst am meisten hervortretende Veränderung. Dieses Verblassen beruht aber nur auf einer Verringerung der Tiefe der beiden seitlichen Furchen, die hinter der Öffnung nach abwärts verlaufen. Verfolgt man den Akt des Springens bei Vorderansicht der Blase — diese also von der Bauchseite gesehen — so erhält gleich ein wesentlicher Umstand, der zu der Verflachung beiträgt: die sich von dem Unterrand der Öffnung bis zur Ansatzstelle des Stielchens konisch verjüngende Bauchseite verbreitert sich plötzlich, oben stärker, nach unten zu weniger. Der oben erwähnte Wulst unter der Öffnung verliert gleich-

zeitig an Deutlichkeit. Die anfangs leicht seitlich zusammengedrückte Öffnung wird durch jene Verbreiterung der Bauchseite ebenfalls ein wenig verbreitert. Weitere Gestaltsänderungen treten nicht auf.

## 2. Die mechanischen Einrichtungen der Blase.

### a) Die Federung der Blase und ihre Lokalisation.

Es geht aus den eben mitgeteilten Beobachtungen hervor, daß Spannungen in dem Blasenkörper vorhanden sein müssen, die derartige Gestaltsänderungen reversibel ermöglichen. Nimmt man eine losgetrennte Blase zwischen zwei Finger, so spürt man sehr deutlich, daß sie ein festes federndes Gebilde ist, welches sich seitlich zusammendrücken läßt, dann aber gleich wieder die alte Gestalt annimmt (wenn es nicht zerdrückt wurde!). Führt man nun einen Rasirmesserschnitt so durch die Blase, daß die Öffnung in senkrechter Richtung halbiert, die Bauchseite bis zum Stielchen, die Oberseite bis zum Beginn der starken Rückenkrümmung eingeschnitten wird, so klaffen die beiden Längshälften der Blase weit auseinander infolge einer federartigen Spannung des Gewebes beider Längshälften, die ihren Angelpunkt — besser Angellinie — im Verlaufe des Leitbündels auf der Rückenseite hat. Fertigt man dünne Querschnitte durch die Blase an, welche dicht unterhalb der Öffnung von der Bauch- zur Rückenseite verlaufen, so blähen sich diese entlang der Flanken auf. Das gleiche tritt ein, wenn man mit dem Rasirmesser den oberen Teil der Blase mit der Öffnung wegschneidet, so daß nur je der untere Teil der Bauch- und Rückenseite stehen bleiben<sup>1</sup>. Auch der hierbei abgeschnittene obere Teil der Blase bläht sich leicht auf. Untersucht man die Blase in dieser Weise weiter, so ergibt sich außer der Rückenfederung keine weitere mehr, welche die Seitenwände nach außen vorzuwölben sucht. Die Rückenfederung wird leicht verständlich, wenn man auf einem Querschnitt durch die Blase die Gegend der Rückenseite betrachtet. Hier fällt sofort auf, daß die Zellen der inneren Wandschichte in der Biegung höher und breiter sind, als die der Seitenwände, zugleich befinden sie

<sup>1</sup>) Diese letztere Operation hat Cohn (1875) schon ausgeführt und dabei jene Gewebespannung festgestellt.



sich aber nicht in gleich günstiger Lage wie die Zellen der Seitenwände, ihren Turgor zu entfalten, daher die Spannung. Die Gewebespannung der Seitenwände wird wahrscheinlich noch dadurch erhöht, daß die Luft in den zahlreichen Interzellularen eine Menge von federnden Kissen bildet. Bei der Spannung der Blase wird die Luft dann leicht zusammengedrückt und erhöht so die Spannung der Flanken.

b) Die Einrichtungen der Falle in der Blasenöffnung.

a) Das Polster.

Der Unterrand der Blasenöffnung wird gebildet von einem oben abgeflachten, nach unten zu rasch in die Wandung über-

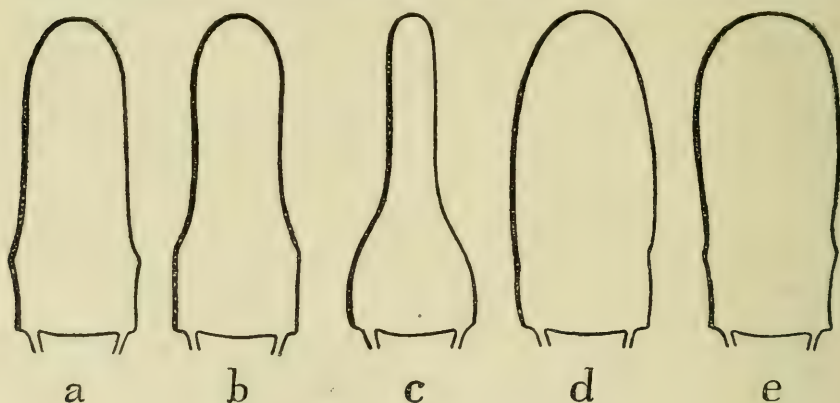


Abb. 2.

gehenden, großzelligen Polster. Die seitlichen Enden dieses Gewebekörpers sind langausgezogen, spitz und greifen ein wenig auf die Seitenwände über. Er ist mondförmig gebogen, enthält jedoch keine Art von Spannung, denn wenn man die Blase in entgegengesetzter Weise aufschneidet, wie es oben ausgeführt wurde, also entlang der Rückenante vom Stielchen bis etwa zur Hälfte der Oberseite, so bleiben die beiden Längshälften aneinander haften. Das Polster stellt andererseits aber ein Gegengewicht gegen die Rückenfederung und die Eindellung der Seitenwände im Zustande der Spannung dar. Durchschneidet man nämlich vorsichtig mit einem feinen Skalpell an einer reaktionsfähigen Blase nur das Polster, in der Mediane, dann



wölben sich die Seitenflächen vor, in einem Grade natürlich, wie ihn die sonst noch unverletzte Blase gestattet. Abb. 2 gibt in *a* die Ansicht der entspannten Blase von oben, in *d* diejenige der Blase mit durchschnittenem Polster; *b* stellt die gespannte Blase dar<sup>1</sup>. Auf der Oberseite des Polsters befindet sich der bekannte Komplex von dichtgestellten Köpfchenhaaren, den Goebel als Pflasterepithel bezeichnet. Die Köpfchen dieser Haare sind zweizellig und stehen quer zu dem kurzen zweizelligen Stiele. Die Haarköpfchen stehen parallel zu der Vorderkante der Öffnung, also auch parallel zu dem unteren Rande der Klappe. Bemerkenswert an ihrer Anordnung ist jedoch ihre verschiedene Größe. Vom inneren zum äußeren Rande zu nimmt ihre Dicke ab, dagegen die Länge zu. Man könnte diesen Belag des Polsters etwa mit einer Feile vergleichen, deren Hieb von einem zum anderen Ende immer feiner wird. Die Bedeutung dieser Eigenart erhellt aus den Ausführungen über das Gesamtbild des Fangmechanismus.

#### β) Die Klappe mit den vier Borsten.

Die Klappe ist ein gewölbtes, infolge seiner Konstruktion stark federndes Gebilde. Zur näheren Erläuterung diene die halbschematische Abb. 3<sup>2</sup>, welche die Klappe von vorn und die Abb. 4, welche die Klappe im Schnitt mit den Borsten zeigt. Die Klappe hat keine einheitliche Wölbung, sondern zeigt verschieden stark gewölbte Teile. Der mittlere stark gewölbte Teil *GFF' G' H* stellt etwa einen Kugelausschnitt dar. Der darunterliegende schmale Rand *DD'* nimmt an dieser Wölbung teil. Der obere halbringförmige Teil mit dem Bogen *ECE'* ist flach und schräg gegen die zentrale halbe Kalotte aufgekrümmt (vgl. Abb. 4), die Zipfel endlich zu beiden Seiten *BDE* und

<sup>1</sup>) Obwohl diese Zeichnungen der Blase von oben und die Erkenntnis, daß die verschiedenen Zustände der Blase in dieser Ansicht besonders deutlich zum Ausdruck kommen, ursprünglich sind, möchte ich nicht verschweigen, daß früher schon in einer Veröffentlichung aus Laienkreisen ähnliche, wenn auch nicht ganz zutreffende Zeichnungen wiedergegeben sind (L. Schulze, Mikrokosmos 1920/21, Heft 3). Die zum Teil sehr unsachlichen Ausführungen, ebenso die zwei weiteren Veröffentlichungen des gleichen Verf.s „Kleinwelt 1915“ und von Schikora, Mikrokosmos 1919/20, können hier übergangen werden.

<sup>2</sup>) Abb. 3, 4 und 5 sind halbschematisch.



leicht welligen Längswänden versehenen Zellen, angeordnet in der Richtung der Radien. Er ist gegen den halbkalottenförmigen Teil abgeknickt (vgl. Abb. 4) wie die Krempe an einem Hute und bildet den Übergang des zentralen Teiles zur Wand. Er selbst ist federnd, durch den Knick wird die Aufhängung des mittleren Teiles ebenfalls federnd bewirkt und außerdem läßt die Art seiner Zellaussteifung ein seitliches Biegen zu, aber nur geringe

Biegung in der Richtung der Linie  $CH$ . Die dreieckigen Streifen  $ABE$  und  $AB'E'$  sind Verschlußstreifen und müssen sich in ihrer Querstreckung mehr oder weniger biegen lassen. Der mittlere Teil liegt dem Polster auf und ist schmal, die seitlichen Teile liegen ebenfalls auf, sind zugleich aber entlang den Linien  $BE$  und  $B'E'$  eingewachsen. Sie bestehen aus sehr schmalen, langgestreckten Zellen mit senkrechten Verdickungsleisten und erlauben ein Biegen in geringem Umfange quer zu ihrer Längserstreckung. Spannt sich

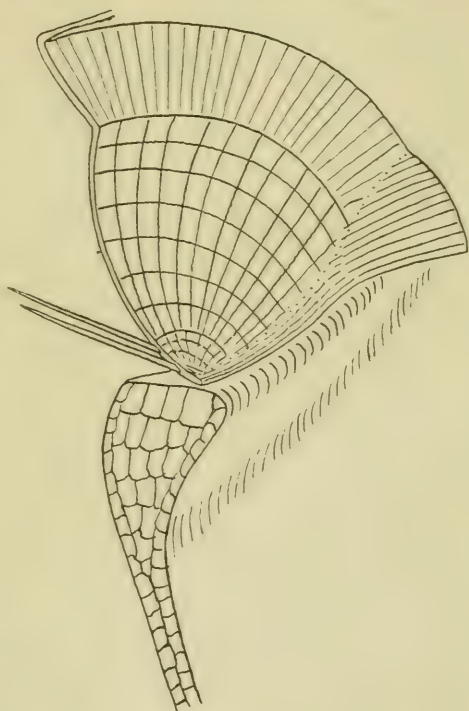


Abb. 4.

die Blase, so wird er in der Längsrichtung gebogen und erhöht dadurch die Federung der Klappe. Die beiden dreieckigen Gelenkstreifen  $FEG$  und  $F'E'G'$  bilden den Übergang vom Verschlußstreifen zum zentralen Teil. Sie bestehen aus großen Zellen mit wenigen Verstärkungsleisten und stellen Gelenke dar zwischen dem Verschlußstreifen und dem zentralen Teil. Die Borsten stehen in dem Feld  $Z$ , und zwar eingesenkt in ein sehr engmaschiges Gewebe. Vom Grunde der Borsten zum unteren Rande, in der

Verlängerung ihrer Richtung, gehen ebenfalls langgestreckte, aber sehr enge Zellen aus (vgl. Abb. 6). Sie steifen in diesem kurzen Stück den unteren Rand der Klappe gegen ein Biegen in der Quererstreckung aus, eine Tatsache, deren Bedeutung aus dem Zusammenhang des letzten Abschnittes hervorgehen

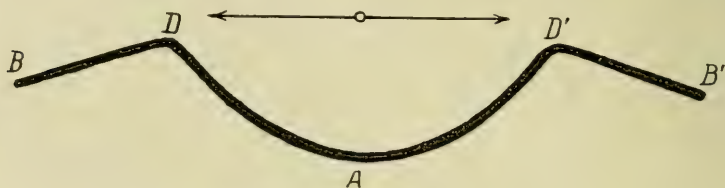


Abb. 5.

wird. Die statischen Linien setzen einer Biegung in ihrer Längserstreckung durch die Art des Zellbaues großen Widerstand

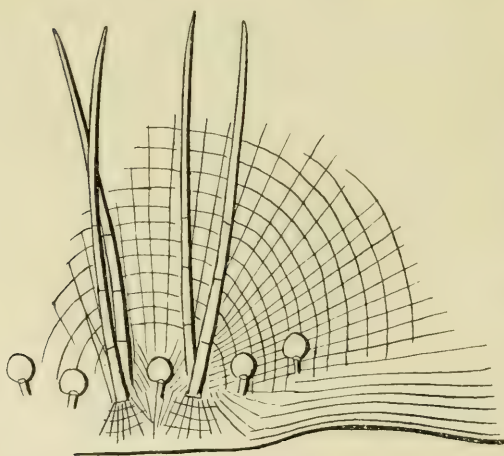


Abb. 6.

entgegen, wodurch Federung des betreffenden Flächenstückes erreicht wird, eine Biegung quer zu den statischen Linien ist infolge der Zellaussteifungen durch Leisten auf den zu der Fläche der Klappe senkrechten Wänden bis zu einem gewissen Grade möglich, jedoch ebenfalls unter Federung. Es erhellt hieraus, daß der zentrale Teil der Klappe mit

dem Netz von solchen statischen Linien die größte Federung haben muß. Der hier analysierte Zellenbau ist der der inneren Wandschichte der Klappe. Die äußere besteht aus wesentlich kleineren und schwächer ausgesteiften Zellen.

Merl gibt in seiner Arbeit einen Längsschnitt durch die Klappe mit den Borsten, aber wahrscheinlich infolge der Fixie-



rung und weiteren Behandlung ist die Klappe stark deformiert worden, wie man es an Mikrotomschnitten leicht beobachten kann. Die Klappe müßte in ihrem unteren Ende viel stärker gebogen sein, die Borsten daher weiter abstehen und etwa die Tangente an diesen Teil bilden. Die richtigen Lageverhältnisse sind aus Abb. 4 ersichtlich.

### **B. Die Funktion der Blase.**

Der nun folgende Teil der Untersuchungen geht aus von den mehrfach bestätigten und allgemein anerkannten Tatsachen, daß die Blasen Ernährungsorgane sind, ferner, daß sie im normalen Zustande nur Flüssigkeit führen. Die gelegentlich in ihnen zu beobachtenden Luftblasen sind erst sekundär, durch Verweilen an der Luft, in sie hineingekommen.

#### **1. Die Reaktion isolierter Blasen.**

Von Wert mußte die Kenntnis sein, inwieweit die Blasen in ihrer Reaktions- und Regenerationsfähigkeit selbständig und inwieweit sie an das sie tragende Blatt bzw. den Sproß gebunden sind. Es zeigte sich, wie schon unter dem Abschnitt »Methodik« vorweggenommen wurde, und was Merl schon fand, daß die Blasen sehr gut reagieren, wenn man einzelne abgetrennte Blätter oder Blattstücke zur Untersuchung verwendet. Aber noch mehr! Schneidet man die Blasen vorsichtig an ihrem Stielchen ab und läßt man sie dann frei in dem Beobachtungsschälchen schwimmen, so behalten sie tagelang die Fähigkeit zu reagieren. Bei diesen letzteren Versuchen zeigt sich, wie heftig die Schluckbewegung der Blase erfolgt. Wurden diese isolierten Gebilde nämlich mit der eingangs erwähnten gebogenen Nadel an den Borsten berührt, so sprang die Blase, gleichzeitig aber glitt sie, weil der berührende Gast unbeweglich war, über die gekrümmte Nadel herüber, so daß die Krümmung selbst noch mit in den Hohlraum hineingelangte. Durch Schütteln allein wurde diese auch nicht wieder frei, sondern konnte erst mit Hilfe einer zweiten Nadel wieder abgestreift werden. Das trat ein bei den doch sehr kleinen Blasen der *U. neglecta* und *U. intermedia*. Diese Heftigkeit der Schluckbewegung muß es aber verständlich machen, daß neben

kleinen oder größeren Wasserinsekten junge Fischchen und selbst Kaulquappen (vgl. die Abbildung in Gräbners Lehrbuch der Pflanzengeographie S. 247) festgehalten werden, wahrscheinlich aber nur bei unserer größten Art, der *U. vulgaris*. Alle weiteren Versuche hatten sich daher nach diesen Befunden ausschließlich mit der Blase selbst zu befassen.

## 2. Zur Physiologie der Blasenreaktion.

Eine Reihe von Versuchen, welche anfänglich unternommen wurden, die Reaktion der Blase durch den elektrischen Strom auszulösen, zeitigte trotz verschiedenster Variation der Bedingungen kein befriedigendes Ergebnis. Es gelang wohl endlich die Reaktion einmal herbeizuführen, doch dabei erlitt die Blase dauernde Schädigung, die eine weitere Funktion unmöglich machte. Die so behandelten Blasen nahmen binnen kurzem die aufgetriebene Gestalt an, welche man bei verletzten oder sonstwie funktionsunfähig gewordenen Blasen stets sehen kann. Diese ergebnislosen Versuche ließen zu dem Schluß kommen, daß auch in den Fällen, in denen die Reaktion wirklich einmal eintrat, diese nicht durch die spezifische Wirkung des elektrischen Stromes eingetreten war, sondern durch irgendwelche anderen Eingriffe auf die Blase, die zugleich oder im Gefolge der Behandlungsweise eintraten. Im weiteren Verlaufe der Darlegungen wird das noch erhellen.

Weiter wurde versucht, die Reaktionsfähigkeit der Blasen durch Narkose zu sistieren. Zur Verwendung gelangten Lösungen von Alkohol, Äther und Chloroform. Auch bei diesen Versuchen trat die gleiche Ungewißheit der Ergebnisse ein: Entweder blieben bei schwachen Konzentrationen die Blasen reaktionsfähig, oder bei stärkeren traten Schädigungen auf, die jede weitere Reaktion unmöglich machten.

Auf diese Weise war jedenfalls dem Mechanismus der Blasen nicht beizukommen, ein Schluß, in dem ich nach dem Bekanntwerden der Merlschen, in der Einleitung schon ausführlich erörterten Ergebnisse nur noch bestärkt wurde.

Die Zeit, welche zwischen zwei Reaktionen verstreichen muß, stellte ich bei optimaler Reaktion zu 30 Minuten fest. Kürzere Zeiten können auch schon genügen — Merl fand 15 Minuten — doch ist die Schluckbewegung dann nicht so energisch.

### 3. Der Verschuß der Blase mittels der Klappe.

Wie immer wieder zu sehen ist, dellen sich bei der Regeneration der Spannung die Flanken der Blase ein, zugleich wird die Bauchseite, von vorn betrachtet, ein wenig schmaler, außerdem treten die die Öffnung seitlich begrenzenden Wandteile schärfer hervor, alles das als Folge der seitlichen Einziehungen. Die Untersuchung dieser langsamen Spannung und der bei Berührung momentan erfolgenden Entspannung führte zu der naheliegenden Frage: Fußt das Zustandekommen der Spannung auf aktiver oder passiver Bewegung gewisser Blasenteile? Diese Frage war jedoch nicht ursprünglich, sondern primär war die: Spielen beim Funktionieren der Blase Druckunterschiede zwischen der Innen- und Außenflüssigkeit eine Rolle? Diese Frage ließ sich aber nur beantworten durch Nachprüfen des Verschlusses der Öffnung. Im bejahenden Falle müßte der Verschuß der Blase vollkommen dicht sein, denn sonst könnte ein Druckunterschied nicht zustande kommen. Es leuchtet ein, daß mit dieser Frage auch jene nach aktiver oder passiver Bewegung gewisser Blasenteile aufs engste verknüpft ist. Zur Beantwortung mußte der Verschuß der Blase gestört werden, jedoch so, daß die Störung reversibel war; deshalb wurden gutreagierende Blasen mit dem Ende eines dünnen Menschenhaares berührt, und zwar mit aller Vorsicht so, daß bei der Schluckbewegung das freie Ende in die Öffnung hineingelangte und stecken blieb. Darauf schnitt ich das Haar vorsichtig kurz über der Öffnung ab, und zwar bei einer Reihe von Blasen an demselben Blatte, während bei einigen diese Manipulation nicht vorgenommen wurde, damit sie als Kontrollen dienen konnten. Die so entstandene Lücke im Verschuß der Blase zu beiden Seiten des Haares ist natürlich nur sehr gering. Es zeigte sich im Verlaufe von Stunden bis mehreren Tagen, daß die so behandelten Blasen sich nicht wieder spannten, während die Kontrollen ganz normal reagierten. Zeitlich gestaffelt wurden dann die Haarstücke aus den Öffnungen der Blasen vorsichtig entfernt, und bei sämtlichen von dem Hindernis befreiten Blasen trat nach Verlauf der bekannten Zeit die normale Spannung wieder ein und sie reagierten unverändert weiter. Das Ergebnis dieser Versuche besagt zweierlei: 1. wird



der Verschluß der Blase gestört, so bleibt erneute Spannung aus und 2. die Spannung der Blase wird nicht durch eine aktive Bewegung irgendeines Blasenteiles hervorgerufen, denn sonst hätten auch bei der geringen Störung des Verschlusses die Blasen von neuem gespannt werden müssen. Über den Verschluß der Blase ist damit jedoch noch nichts Endgültiges ausgesagt. Um weitere Anhaltspunkte zu gewinnen, legte ich Blätter mit Blasen in Farblösungen, z. B. Kongorot und Methylenblau. Das Ergebnis war in jedem Falle das gleiche: intakte, reaktionsfähige Blasen zeigten in ihrem Lumen selbst nach Tagen nicht die geringste Spur von Farbstoff, während nicht mehr funktionsfähige Blasen ihn in das Lumen aufnahmen. Sind weiterhin die Blasen verletzt oder ist der Verschluß durch Einführen eines der erwähnten Haarstücke in die Öffnung gestört, so wird auch dann der Farbstoff in das Innere der Blase aufgenommen. Hier soll einstweilen die einfache Feststellung der Tatsache genügen, weiter unten bei den Ausführungen über gewisse Haargebilde der Blase wird auf die Einzelheiten näher eingegangen werden.

In diesem Zusammenhange muß ich den Ausführungen Mayrs (Beih. Bot. Centralbl. 1915) insofern widersprechen, als er das Vorhandensein von Hydropoten bei *Utricularia* leugnet und die gesamte Nährstoffaufnahme durch die kutikularisierte Membran vor sich gehen läßt. Die Membranen von Blättern und Blasen nehmen zwar keinen Farbstoff auf, jedoch besondere Haargebilde an den beiden Organen, auf die später noch einzugehen sein wird.

#### 4. Die Membran der Blase.

Wenn die Fähigkeit der Blasen zu reagieren auf Turgorschwankungen beruhte, so müßte sie sich mit künstlicher Änderung des Turgors ebenfalls ändern. Um das zu prüfen, wurden Blätter mit intakten, reaktionsfähigen Blasen in Lösungen von Kalisalpeter und Glycerin eingelegt, in Lösungen also, welche allgemein als Plasmolytika Verwendung finden. Nach einiger Zeit zeigte sich, daß in der 5proz. Salpeterlösung in den Zellen des Blattes und der Blasen normale Plasmolyse eingetreten war. Die Blattzipfel hingen schlaff nach unten, die Blasen selbst waren entspannt, reaktionsunfähig und schlaff. In der 5proz.



Glyzerinlösung<sup>1</sup> waren die Blattzipfel noch nicht plasmolysiert, die Blasen dagegen gespannt und reaktionsfähig. Es fiel jedoch auf, daß die Spannung etwas stärker war als gewöhnlich, die Eindellung tiefer, die Schatten also dunkler. Die Wandzellen der Blasen zeigten keine Plasmolyse, die Blattzellen erst bei etwas stärkerer Glyzerinlösung. In höherer Konzentration des Glyzerins trat im wesentlichen keine Änderung im Verhalten der Blasen auf. Wohl steigerte sich die Spannung der Blasen, d. h. die Eindellung wurde immer tiefer (Abb. 2c). Damit hörte



Abb. 7.



Abb. 8.

aber auch die Reaktionsfähigkeit der Blasen auf, es war sogar nicht möglich, mit Gewalt die Nadel unter die Klappe zu zwingen. Bei geeigneter Konzentration kann man beobachten, daß das Lumen der Blase völlig verschwunden ist, die beiden Seitenwände also in der Mitte mit ihren Innenseiten aufeinanderstoßen. Von vorn betrachtet sieht man dann einen dunklen

<sup>1</sup>) Bei den Angaben über die Konzentrationen ist in Betracht zu ziehen, daß sie während des Versuches geringer sind, als die Prozentzahl angibt, denn zum Versuche werden die Blätter aus dem Wassergefäß in die Lösung gebracht, wobei von dem Wasser immer etwas haften bleiben muß.

Streifen sich von dem oberen Rande über die Öffnung hinweg bis zum Stielchen hinziehen, eben die aneinanderliegenden Seitenwände, die nun als dicke Schicht dunkel erscheinen. Die Abb. 7 und 8 erläutern diesen Zustand<sup>1</sup>. Zu erwähnen ist hier noch, daß in diesem Zustande das Blasenlumen noch nicht ganz verschwunden ist, sondern nur so weit, wie es der Bau der Blase erlaubt, denn sonst müßten ja die Wände entlang der Kanten brechen. Ein schmaler Flüssigkeitsraum ist also am äußersten Rande



Abb. 9.

noch übriggeblieben. Steigerte man die Konzentration des Glyzerins immer mehr, bis zu 30 %, so nahm damit auch die Spannung der Blasen zu. Bei noch höherer Konzentration kollabierten die Blasen vollständig, was in Abb. 9 dargestellt ist. Das gleiche Verhalten zeigten die Blasen in Lösungen entsprechender Konzentration von Rohrzucker und wie sich nach weiterer Prüfung herausstellte, in einer ganzen Reihe weiterer indifferenten organischer Stoffe, auf die im einzelnen hier nicht näher eingegangen werden soll und über die außer in einer vorläufigen Mitteilung<sup>2</sup> nach Abschluß der Untersuchungen an geeignetem Orte berichtet werden wird. Was besagt aber dieses eigenartige Verhalten

der Blasen in den betreffenden Lösungen, hier also vorläufig nur in Glyzerin- und Rohrzuckerlösungen? Nichts weniger, als daß diese Stoffe in wässriger Lösung die Wandzellen der intakten reaktionsfähigen Blase nicht zu plasmolysieren vermögen, d. h. aber, sie können nicht durch die Außenwand der Blase hindurchtreten, oder endlich, die lückenlos zusammenschließenden und nach außen gekehrten Membranstücke der

<sup>1</sup>) In Abb. 7 und 8 sind Klappe und Haarbildungen der Einfachheit nicht eingezeichnet.

<sup>2</sup>) Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, im Druck.

Wandzellen der Außenschichte bilden ein geschlossenes Ganzes und sind selektivpermeabel. Glycerin- und Rohrzuckerlösung vermochten nicht von außen nach innen hindurch zu treten, wohl aber mußte Wasser von innen nach außen gelangen. Das eigenartige Verhalten der Blasen in den betreffenden Lösungen erklärt sich demnach folgendermaßen: Die Glycerinlösung als Außenflüssigkeit muß an der Blasenwand haltmachen. Infolge ihrer höheren osmotischen Energie entzieht sie aber den Wandzellen Wasser, welches diese aus dem Blasenlumen ergänzen. Dieser Vorgang geht mit steigender Konzentration des Glycerins bis zur völligen Erschöpfung der Blasenflüssigkeit (Abb. 7). Ist die Konzentration des Glycerins aber hoch genug, so geht der Wasserentzug noch weiter, indem auch der Zellsaft der Wandzellen von dem Glycerin aufgesogen wird. In diesem Zustande sind die Blasen kollabiert. Aus diesem Verhalten ergibt sich für die Art des Funktionierens der Blasen folgendes: die Spannung der Blasen im normalen Zustande ist für die gute Funktion des Mechanismus hinreichend, sie stellt jedoch keinen Maximalwert dar, denn sie läßt sich künstlich noch erhöhen durch den eben geschilderten Prozeß des Wasserentzuges: also Wasserentzug innerhalb gewisser Grenzen erhält die Blasen reaktionsfähig, ihre Spannung wird dadurch erhöht. Schon Merl fand, daß sich die Blasen schwer plasmolysieren lassen und ungleiches Verhalten zeigen. In Kalisalpeter stellte ich die Grenzplasmolyse an halbierten Blasen zwischen  $\frac{1}{5}$  und  $\frac{1}{2}$  G.-Mol. fest, also zu etwa 10—11 Atm. Aus dem oben dargelegten Verhalten eignen sich ganze Blasen nicht zu osmotischen Untersuchungen, sondern höchstens halbierte oder Wandstücke: die Kontinuität der Außenmembran muß aufgehoben sein. Auch hat Merl mit Rohrzuckerlösungen bis  $\frac{1}{2}$  G.-Mol. gearbeitet, ja, er hat gesehen, daß sich die Blasen stärker spannen und reaktionsunfähig werden, doch das Wesentliche dabei nicht erkannt, was oben dargelegt wurde. Bringt man intakte und reaktionsfähige Blasen in Lösungen, welche die Membranen zu durchdringen vermögen, z. B. Äthylalkohol, so tritt, je nach der Konzentration, verschiedenes ein: bei geringen Konzentrationen bleiben die Blasen noch nach Stunden reaktionsfähig, bei mittleren entspannen sie sich zusehend, bei stärkeren entspannen sie sich momentan und

blähen sich sofort stark auf (Abb. 2e). Dieses Aufblähen tritt nach Tagen auch bei niederer Konzentration, nach Stunden bei mittlerer ein und ist ein Anzeichen für die Abtötung der Blasen-zellen. Nach diesem Verhalten der Blasen kann man also leicht feststellen, ob ein Stoff die Membran durchdringt oder nicht. Dringt er ein, dann entspannt sich die Blase bei geeigneter Konzentration und bläht sich auf, dringt er nicht ein, dann überspannt sich die Blase, wird reaktionsunfähig und bei genügend hoher Konzentration kollabiert sie vollständig.

Es fragt sich endlich noch, wie das langandauernde Beibehalten der Spannung zu deuten ist, wenn die Blasen lange Zeit keine Flüssigkeitszufuhr von außen durch Reaktion erhalten. In diesem Falle muß offenbar die Wassermenge ins Gewicht fallen, welche trotz des vollkommenen Verschlusses der Öffnung und trotz des erhöhten Membranwiderstandes durch die Außenwand in das Lumen hineingelangt. Zweifellos ist die Außenwand nicht absolut undurchlässig auch für die nichteindringenden Stoffe, denn wie bei der Erörterung der Haarbildungen dargelegt wird, ist die Außenfläche der Blase ebenfalls mit resorbierenden Köpfchenhaaren besetzt. Diese nehmen Farbstoffe leicht auf, werden ferner in Glycerin plasmolysiert. Die durch sie geförderte Substanzmenge ist aber offenbar so gering, daß sie niemals zu irgendeiner Veränderung der benachbarten Zellen führt, es fragt sich überhaupt, ob diese in die umgebenden Zellen wirklich hineingelangt. Die Flüssigkeitsmenge jedenfalls, welche durch diese Gebilde aufgenommen wird, muß infolge ihrer geringen Oberfläche gegenüber der gewaltigen der Haare im Innern völlig verschwinden. In dem eben in Erwägung gezogenen Falle wird die Zugspannung der Lumenflüssigkeit dem Resorptionszug das Gleichgewicht halten müssen, die Resorption wird einfach unterbunden oder besser nur in dem Umfange zugelassen, wie der eben erwähnte Wasserzutritt durch die Außenwand es gestattet.

##### 5. Die Haargebilde der Blase.

Die Haarbildungen der Blase finden erst hier Erörterung, weil die nötigen Voraussetzungen zum Verständnis der Funktion



der Haare im Innern der Blase in den vorausgehenden Kapiteln erst erfüllt sein mußten. Die sogenannten Tentakel oder Antennen, jene beiden langen und verzweigten Gebilde links und rechts über der Öffnung, gelten wohl allgemein schon seit langem nur als Wegweiser zum Eingang der Blase. An ihnen entlang gleiten die Gäste zur Öffnung hin. Die gleiche Funktion haben die den Eingang zu beiden Seiten einfassenden langen Haare. In ihrer Gesamtheit erweitern sie die Öffnung trichterförmig. Für die Funktion des Fangapparates haben sie keine Bedeutung, denn schneidet man sie ab, so leidet darunter die Funktionsfähigkeit der Blasen nicht im geringsten. Die Klappe ist außer den vier Borsten von einer Menge von kürzer oder länger gestielten Köpfchenhaaren besetzt, welche sämtlich der Schleimabsonderung dienen. Das dichte Haarpolster am Unterrande der Öffnung wurde weiter oben schon besprochen. Einen sehr interessanten Haarbesatz weist der Innenraum der Blase auf, nämlich die schon erwähnten und bekannten vierarmigen Haare. Sie nehmen aus sehr verdünnten Farbstofflösungen den Farbstoff begierig auf. Sie eignen sich ebenfalls vortrefflich als Indikatoren für den Versuch über die Prüfung des Blasenverschlusses. Schon von mehreren Autoren ist ihnen die Resorption der Blasenflüssigkeit zugeschrieben worden. Nach dem Verhalten gegenüber Farbstofflösungen, außerdem in Anbetracht ihrer großen Zahl und der gewaltigen, wirksamen Oberfläche, welche sie in ihrer Gesamtheit entfalten, können nur sie allein als resorbierende Organe im Innern der Blase in Betracht kommen. Sie sind also die treibende Feder des hübschen Mechanismus. Den zahlreichen Untersuchern scheint bisher entgangen zu sein, daß in jedem der vier Arme ein Oxalatkristall vorhanden ist, der an jungen Blasen klein, an alten aber beträchtlich größer ist und offenbar direkt oder indirekt zu der Funktion der Haare in Beziehung stehen muß. Eine weitere Gruppe von resorbierenden Haaren überzieht die Außenwand sowohl der Blasen als auch der Blattzipfel. Das sind die kleinen knopfförmigen Haare. Sie nehmen ebenfalls lebhaft Farbstoff auf, jedoch nicht die Zellmembranen. Aus diesem Grunde müssen sie als die eingangs erwähnten Hydro-

poden gelten, welche Mayr (1915) für *Utricularia* nicht feststellen konnte<sup>1</sup>.

Für die Wirkungsweise der vier Borsten ist noch eine Beobachtung von besonderem Werte, die man eigentlich an jeder funktionsfähigen Blase machen kann, die aber erst größere Auffälligkeit erlangt, wenn die Spannung der Blase überhöht, die Reaktion also ein wenig erschwert ist. Zupft man nämlich die Borsten in der Richtung von oben nach unten, also von der Öffnung zum Stielchen zu, so erfolgt die Reaktion leichter, als wenn man sie etwa transversal zu dieser Richtung berührt. Diese bevorzugte Richtung in der Berührungsempfindlichkeit findet aber ihre Erklärung sofort, wenn die hier vertretene Auffassung über die Wirkungsweise der Borsten: Deformation des Klappenunterrandes und leichtes Abheben vom Polster, in Rücksicht gezogen wird.

#### 6. Das Gesamtbild des Fangmechanismus der Blase.

Die *Utriculariablase* stellt sich nun nach den mitgeteilten Untersuchungen dar als kleiner, linsenförmiger, harter aber elastischer Hohlkörper, dessen flache Seitenwände infolge hoher Turgeszenz das Bestreben haben, sich nach außen vorzuwölben. Dabei werden sie unterstützt von der in der Rückenlinie lokalisierten Federung. In der funktionsfähigen Blase wird diesem Ausdehnungsbestreben jedoch nur beschränkt Raum gegeben, denn unmittelbar unter der Öffnung liegt ein schmales, mond-förmig gebogenes Polster, welches mit seinen spitzen Enden ein kurzes Stück auf die Flanken übergreift. Dieses Polster wirkt einer weiteren Vorwölbung der Flanken entgegen, ebenso aber auch einer besonderen Eindellung nach innen. Die Öffnung ist mit der gewölbten, stark elastischen Klappe verschlossen, welche einen fast geradlinigen Unterrand besitzt, während die übrige Begrenzung etwa einen Halbkreis darstellt. Längs dieser

<sup>1</sup>) Riede (Flora, 1921, 114) läßt zwar nur in geringen Ausnahmefällen die Hydrototen als aufnehmende Organe gelten, rechnet sie vielmehr ihrer eigentlichen Funktion nach zum Sekretionssystem. Einen vollkommen einwandfreien Beweis vermag er allerdings nicht zu erbringen. Wurzellose Wasserpflanzen, besonders *Utricularia* unter abnormen Versuchsbedingungen, wenn nämlich die Bildung von Blasen verhindert wird, scheinen sich seiner Deutung nicht fügen zu wollen. Einige geplante Versuche dürften darüber Klarheit bringen.

halbkreisförmigen Kontur ist die Klappe oben und seitlich in die Öffnung eingewachsen. Der untere Rand, infolge der Kallottengestalt der Klappe auch gebogen, liegt dem Polster unterhalb der Öffnung in seiner ganzen Ausdehnung auf. Auf dem Polster stehen parallel der freien Randlinie der Klappe angeordnet Drüsenhaare. Die zweizelligen Köpfchen sind jedoch breiter als lang, so daß sich der Rand der Klappe an sie anlegen kann. Die vierarmigen Haare im Innern der Blase haben das Vermögen, stark zu resorbieren. Im reaktionsunfähigen Zustande liegen die Flanken der Blase mehr oder weniger flach. Die sehr zahlreichen Haare im Innern resorbieren infolge ihrer großen Oberfläche sehr energisch. Der Verschuß der Blase durch die Klappe ist aber vollkommen dicht, unterstützt durch reichliche Schleimabsonderung. Ferner ist die Klappe nach außen vorgewölbt und durch die Art des Anwachsens unfähig, sich nach innen einzustülpen. Geht nun die Resorption der Lumenflüssigkeit unentwegt weiter, so muß sich das durch die Blasenwände begrenzte Lumen verkleinern, falls kein Wasser von außen nachströmt. Das ist jedoch nicht möglich, einmal, weil die Innenflüssigkeit von zwei Schichten turgeszenter Zellen und nicht nur von einer Membran begrenzt ist, und diese Wasser nicht ohne weiteres abgeben, ferner aber ist keine offene Verbindung mit dem Außenwasser durch die Öffnung vorhanden. Die durch die Konstruktion der Blase freigelassene einzige Möglichkeit ist die, daß sich die dünnen, aus zwei Zellschichten bestehenden Seitenwände der Blase nach einwärts wölben, jedoch nicht aktiv, sondern durch den Kohäsionszug der geringer werdenden Wassermenge im Innern, vermehrt um den Gegen-  
druck der Außenflüssigkeit. Diese Verkleinerung des Lumens hat aber ganz bestimmte untere Grenzen, nämlich 1. folgen die Flanken nur so weit, wie sie infolge ihrer Turgeszenz nachgeben können, 2. wie die Gegenwirkung der Rückenfederung und das Polster unter der Öffnung ein Nachgeben gestatten. Andererseits darf die Zugspannung im Innern den in Atmosphären umgerechneten osmotischen Druck der Wandzellen nicht überschreiten, denn sonst würde natürlich ein dauernder Nachschub von Wasser ins Innere des Lumens stattfinden. Ein Nachströmen von Wasser durch die Wandzellen hindurch kann einmal wegen



der infolge des Filtrationswiderstandes nur sehr geringen Menge, ferner wegen der durch die Selektivpermeabilität der Außenmembran herabgeminderten Durchlässigkeit und endlich gegenüber der großen Oberfläche der resorbierenden Haare im Innern vernachlässigt werden und fällt, wie die Versuche zeigen, praktisch gar nicht ins Gewicht. Durch das Einziehen der beiden Flanken ändert sich die mechanische Konstellation der Blase. Die Enden des Polsters werden einander innerhalb geringer Grenzen genähert und damit erhält die Klappe erhöhte Spannung und wird mit dem Unterrande gegen das Polster gedrückt<sup>1</sup>. Somit wird sie in eine Zwangslage gebracht, in welcher sie das Bestreben hat, sich einwärts zurückzuziehen, daran aber durch den stetigen Druck der beiden Flanken gehindert und in dieser Lage festgehalten wird. Je größer also die Spannung der Blase wird, um so fester ist der Verschuß der Öffnung, um so stärker ist auch die Feder (Klappe) gespannt und um so geringer wird endlich die Höhe der Abdichtung der Klappe gegen das Polster. Oben wurde des sogenannten Pflasterepithels auf dem Polster Erwähnung getan und gezeigt, daß die Riefen, welche durch die Reihen von Haaren gebildet werden, von innen nach außen zu immer feiner werden. Indem nun die Klappe gegen das Polster gedrückt wird, wird wahrscheinlich noch mit Schleimabsonderung die Abdichtung der Klappe gegen das Polster größer. Mit zunehmender Spannung muß sich der Unterrand der Klappe dem Außenrande des Polsters um einen geringen Betrag nähern, wobei er aber auf immer feinere Haarleisten gerät. Die vier Borsten auf der Klappe sind so inseriert, daß durch einen Zug auf sie nach unten (dem Stieichen zugewandt!) der Unterrand der Klappe infolge Hebelwirkung von dem Polster leicht abgehoben wird, was aber um so leichter geschieht, je größer die Spannung der Blase ist, denn je weiter diese dem Außenrande des Polsters genähert ist, um so geringer ist auch die Höhe der abdichtenden Leiste, um so geringer braucht also auch nur die Deformation des Unterrandes der Klappe zu sein, um den vollkommen dichten Verschuß zu

<sup>1</sup>) Cohn meinte, die Flüssigkeit im Innern der Blase drücke, gleichsam eine vis à tergo, die Klappe gegen das Polster, bedenkt jedoch nicht, daß auf diese Weise der Mechanismus nicht funktionieren kann.



stören. Durch diesen Anlaß wird die potentielle Energie ausgelöst, welche durch die Konstellation der Blasenteile und ihr Zusammenwirken gewonnen wurde. Der Unterdruck im Blasenlumen gleicht sich augenblicklich aus, die Flanken schnellen in ihre Ruhelage zurück, ebenso das Polster unter der Öffnung und die Klappe. Bei dem Zurückschnellen der Flanken und des Polsters wird aber auf die kalottenförmig nach außen gewölbte Klappe ein von der Mitte nach beiden Seiten gerichteter Zug ausgeübt, weil sie ja seitlich an den Flanken angewachsen ist. Dadurch wird ihr Unterrand gestreckt, vom Polster ein wenig entfernt und die schmale Öffnung entsteht, durch welche der Wasserstrom energisch eingesaugt wird. Im selben Augenblick jedoch nehmen Flanken, Polster und Klappe ihre Ruhelage wieder ein, wodurch die Klappe an das Polster angedrückt wird und der Verschluß der Blase wieder hergestellt ist. Diese weitläufig geschilderten Teilprozesse vollziehen sich natürlich gleichzeitig und augenblicklich. Darauf beginnt die Spannung der Blase von neuem. Nach 15—20 Minuten kann die nächste Reaktion erfolgen.

### Ergebnisse.

1. Die Fähigkeit zur Regeneration der Spannung der Blase liegt in dieser selbst und steht in keiner Beziehung zu den sie tragenden Organen des Pflanzenkörpers, den Blättern, denn losgetrennte Blasen reagieren und spannen sich genau so wie an den Blättern verbliebene.
2. Aufhebung des Turgors der Wandzellen durch Plasmolytika, z. B. 5 %  $\text{KNO}_3$ , läßt die Spannung der Blasen zurückgehen und unterbindet somit ihre Funktionsfähigkeit.
3. Der Verschluß der Blase durch die Klappe ist vollkommen.
4. Die Fähigkeit der Regeneration der Spannung ist abhängig von dem vollkommenen Verschluß der Blasenöffnung. Wird dieser gestört, so ist damit die Blase außer Funktion gesetzt. Ist die Störung reversibel, so kehrt mit ihrer Beseitigung die Fähigkeit zu erneuter Spannung der Blase zurück.
5. Die flachen Seitenwände der Blase haben infolge ihrer Konstruktion und Turgeszenz das Bestreben, sich nach außen vorzuwölben. Der Bau der Blase und besonders

- das halbmondförmige Gewebepolster am Unterrande der Öffnung hält sie in einer mittleren Lage fest. Werden diese Hemmungen beseitigt, so wölben sie sich nach außen vor.
6. Die vier Borsten auf der Klappe haben mit dem Mechanismus der Blase direkt nichts zu tun. Sie übertragen hebelartig einen Berührungsdruck auf die Klappe und heben sie dadurch von der gerieften Unterlage (Haare mit quergestellten Köpfchen) ab.
  7. Berührung der Borsten in der Richtung von oben nach unten — also in der Richtung der Mediane von der Öffnung zum Stielchen zu — führt leichter zum Auslösen der Reaktion, als die transversal zu dieser Richtung.
  8. Die Funktion der Blase ist gebunden:
    - a) an vollkommenen Verschuß der Öffnung,
    - b) an den wirksamen Bau der Blasenwand.
  9. Die äußere Membran der Blase als Gesamtheit derjenigen Wandteile aller Zellen, welche an das Außenmedium grenzen, ist selektivpermeabel. Sie läßt einwertige Alkohole in wäßriger Lösung und ähnliche Substanzen durchtreten, mehrwertige Alkohole, Kohlehydrate und ähnliche Substanzen in ebenfalls wäßriger Lösung dagegen nicht.
  10. Im Falle der permeierenden Substanzen wird die Spannung der Blase sehr bald, z. T. fast momentan aufgehoben, die Blase bläht sich dann stark auf; durch die nichtpermeierenden dagegen wird infolge von Wasserentzug die Spannung der Blase erhöht bis zur Funktionsunfähigkeit, bis zum Verschwinden des Lumens, endlich bis zum völligen Kollabieren der Blase und der Wandzellen.
  11. Die Funktion der Blase beruht nicht auf Turgorschwankungen; Aufhebung des Turgors macht allerdings ein Funktionieren unmöglich.
  12. Die vierarmigen Haare an der Innenwand der Blase dienen der Resorption der Blasenflüssigkeit und stellen somit die treibende Feder des Fangmechanismus dar.
  13. Der Vorgang des Tierfanges der Utriculariablase ist kein Reizvorgang, sondern ein rein mechanischer, ermöglicht durch die mechanischen Einrichtungen der Blase, bedingt durch das energische Resorbieren der Blasenflüssigkeit

durch die vierarmigen Haare im Innern, wodurch eine Zugspannung im Blasenlumen entsteht. Diese wird bei der Reaktion momentan ausgeglichen.

Jena, August 1922.

## Literatur.

- Brocher, Frank, Le problème de l'Utriculaire. (Ann. de Biol. lacustre. 1911. 5.)
- Büsgen, M., Über die Art und Bedeutung des Thierfangs bei *Utricularia vulgaris* L. (Ber. D. Bot. Ges. 1888. 6.)
- Cohn, Ferd., Über die Funktion der Blasen von *Aldrovanda* und *Utricularia*. (Beitr. Biol. Pflanzen. 1875. 1.)
- Czaja, A. Th., Über ein allseitig geschlossenes, selektivpermeables System. Vorl. Mitt. (Ber. D. Bot. Ges. Im Druck.)
- Darwin, Ch., Insektenfressende Pflanzen. Deutsch von Carus. (Stuttgart 1876.)
- Gislén, Torsten, Beiträge zur Anatomie der Gattung *Utricularia*. (Arkiv fö. Botanik 1918/19. 15, Nr. 9.)
- Goebel, K., Der Aufbau der *Utricularia*. (Flora 1889. 72.)
- , Pflanzenbiologische Schilderungen 1—2. (Marburg 1889—1893.)
- , Morphologische und biologische Studien: V. *Utricularia*. (Ann. Jard. Bot. Buitenzorg. 1891. 9.)
- , Organographie der Pflanzen. Jena 1898.
- , Desgl. XV. Regeneration bei *Utricularia*. (Flora. 1904. 93.)
- Goeppert, Die Schläuche von *Utricularia*. (Bot. Ztg. 1847.)
- Hovelacque, M., Recherches sur l'appareil végétatif des Bignoniacées, Rhinanthacées, Orobanchées et Utriculariées. (Paris 1888.)
- Kamiński, F., Vergleichende Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Utricularien. (Bot. Ztg. 1877.)
- Luetzelburg, Ph. von, Beiträge zur Kenntnis der Utricularien. (Flora 1910. 100.)
- Meierhofer, H., Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Utriculariablase. (Flora 1902. 90.)
- Meister, Fr., Beiträge zur Kenntnis der europäischen Arten von *Utricularia*. (Mem. de l'Herb. Boissier. 1900. Nr. 2.)
- Merl, E. M., Biologische Studien über die Utriculariablase. (Flora 1921. 115.)
- Merz, M., Beiträge zur Anatomie und Samenentwicklung der Utricularien und Pinguicula. Diss. (Bern 1897.)
- Pringsheim, Zur Morphologie der Utricularien. (Monatshefte Berliner Akad. 1869.)
- Schenk, H., Beiträge zur Kenntnis der Utricularien. (Jahrb. wiss. Bot. 1887. 18.)
- Schimper, A. F. W., Notizen über insektenfressende Pflanzen. (Bot. Ztg. 1882. 40.)
- Ule, E., Über Standortanpassungen einiger Utricularien in Brasilien. (Ber. D. Bot. Ges. 1898. 16.)
- Warming, E., Bidrag til Kundskaben om Lentibulariaceae. (Vidensk. Medd. fra naturhist. Forening. Kjøbenhavn. 1874.)

## Besprechungen.

**Deecke, W.,** Phytopaläontologie und Geologie.

Gebr. Bornträger, Berlin. 1922. 97 S.

Verf. findet, »daß eigentlich in keinem der Sammelwerke neuerer Art eine gute Übersicht über die Art des geologischen Vorkommens, die Erhaltungsformen fossiler Pflanzen und dergl. gegeben wird. Verf. will also die geologische Seite der Paläobotanik, die ihm in den betreffenden Werken zu schlecht wegzukommen scheint, behandeln. Er beginnt mit einer Betrachtung der verschiedenen Pflanzengruppen nach ihrem geologischen Vorkommen, ihrer Lebensweise, ihrer Bedeutung als Gesteinsbildner. Er bespricht zunächst die Meerespflanzen, als welche fast nur marine Algen in Frage kommen, die zum Aufbau ihres Körpers Mineralstoffe benutzen. Darnach folgt eine Betrachtung der Süß- und Brackwasserpflanzen und dann der Landpflanzen, ihrer Einbettungsbedingungen, einiges Biologische darüber usw. Dann geht Verf. zu speziellen ausführlichen Teilen über und betrachtet das Vorkommen der Pflanzen im Gestein. Es wird hierbei die Erhaltung in groben und feinen Sedimenten, diejenige in Kohlenform, die echte Versteinerung, die Konkretionierung behandelt und manche interessante Beobachtung eingeflochten. Daß aber die Torfdolomite noch in Anlehnung an die verfehlte Potoniésche Anschauung als »Meertorfnollen« bezeichnet werden, ist bedauerlich. Auch sonst kann sich Ref. mit einigem in diesem Abschnitt nicht einverstanden erklären, der sonst eine recht anschauliche Übersicht bietet. In einem weiteren kleinen Abschnitt weist Verf. auf die Rolle der Pflanzen als Gesteinsbildner hin, und zwar hier, da die sonstige Bedeutung in dieser Hinsicht schon in andern Kapiteln behandelt war, besonders auf die Rolle der Schwefelbakterien als Schwefelbildner.

Weiterhin beschäftigt sich Verf. mit den Fragen der Autochthonie und Allochthonie, er scheint jedoch die neuen Veröffentlichungen von Grand'Eury nicht zu kennen, der sich noch in seinen späteren Lebensjahren zum Autochthonisten entwickelt hat, wie die 1913 und später



erschienenen letzten Schriften beweisen, was man ihm als besondere Großtat anrechnen muß. Ein ausführliches Kapitel handelt von der Beurteilung paläoklimatischer Fragen auf Grund der Pflanzenfunde. Bemerkenswert erscheint Ref. u. a., daß Verf. ähnlich wie auch Ref. bei den Klimaten des jüngeren Tertiärs auf die weniger kalten Winter mehr Gewicht legt als auf die angeblich hohe Sommertemperatur. Auch sonst sind bemerkenswerte Hinweise in diesem Kapitel zu finden, in dem eine längere Auseinandersetzung der Eiszeit gewidmet ist. Die »Standortsfragen«, die Verf. dann behandelt, laufen im wesentlichen auf Betrachtungen in der Richtung der ökologischen Pflanzengeographie hinaus; Verf. verlangt — ganz sicher mit Recht — eine Würdigung dieser Fragen in Zusammenhang mit den »Fazies«-Verhältnissen der Fundorte. Bei der Betrachtung der Pflanzen als Leitfossilien kommen diese bei dem Verf. zwar besser weg als bei vielen andern Geologen, aber auch er unterschätzt nach Meinung des Ref. ihren Wert noch. Daß sie als Leitfossilien nur lokalen Wert haben sollen, ist doch wohl übertrieben. Die Zeitdauer der Pflanzenwanderungen im Verhältnis der zu der Dauer der geologischen Perioden wird vom Verf. sicher überschätzt. Das sieht man ja an der vom Verf. selbst zitierten Krakatoa-Flora. Auch innerhalb des Paläophytikums und ebenso des Mesophytikums kann man trotz der gegenteiligen Meinung des Verf.s noch weitere große Entwicklungsabschnitte abtrennen. Die Angiospermen sind nicht erst im Cenoman zahlreich, sondern schon auch in Europa — im Untern Grünsand, wie die neuern Mitteilungen von Stopes bewiesen haben. Interessant ist, daß Verf. sich gegen die Frech-Arrheniussche Kohlenbildungszeiten in ursächlichem Zusammenhang stehen sollen. Im Schlußkapitel entwirft Verf. Vegetationsbilder der geologischen Vergangenheit, teilweise recht lebendige und begründete Schilderungen, neben denen aber auch offenbare Schiefheiten unterlaufen. Man wird aber das interessante Buch nicht ohne Befriedigung aus der Hand legen und es dem Verf. besonders hoch anrechnen, daß er der meist gering geschätzten »Heupaläontologie« besondere Aufmerksamkeit entgegengebracht hat, was man sonst bekanntlich weder von den Geologen noch von den Botanikern behaupten kann; umsomehr wird man es schätzen, daß er, wie es in der Geologie nötig ist, zwar seine Phantasie bei der Rekonstruktion der früheren Verhältnisse hat spielen lassen, ohne aber in Ausschweifungen zu verfallen, wie es bei der heutigen spekulativen Betrachtung gerade auf Gebieten wie Paläobiologie, Paläoklimatologie und Paläogeographie bei einigen Autoren der Fall ist.

W. Gothan.

**Kidston, R., and Lang, W. H.,** On old Red sandstone plants from the Rhynie chert bed, Aberdeenshire. IV. Restorations of the vascular cryptogams and discussion of their bearing on the general morphology of the Pteridophyta and the origin of the organisation of land plants.

Transact. Roy. Soc. Edinburg. 1921. 52, IV, 831—854. T. 1—5.

Die Verff. bringen hier auf zwei Tafeln die nach den bisherigen Befunden ausgeführten Rekonstruktionen der von ihnen früher als Rhynia, Hornea und Asteroxylon beschriebenen Pflanzen; während die beiden ersten mit ihren nackten Stengeln und ihren nackten terminal sitzenden Sporangien einen recht befremdenden Eindruck, fast den von Algen äußerlich genommen, machen, sieht das Asteroxylon im ganzen etwa wie ein Lycopodium aus, bis auf die ganz andersartigen Fruktifikationen, die dazu gerechnet werden, und die Strukturverhältnisse von Stamm und Blättern. Bei der Betrachtung der Bedeutung der Psilophytales für das Verständnis der Entwicklung der Pteridophyten überhaupt heben die Verff. hervor, daß sich die Betrachtungen naturgemäß auf die Verhältnisse des Sporophyten beziehen müssen, da von den sicher vorhandenen gewesenen Prothallien nichts bekannt ist. Die gesamten Psilophytales in der Fassung der Verff. stellen ohne Zweifel die primitivsten Pteridophyten dar, die bekannt sind. Unter den 4 etwa unterscheidbaren Typen dieser Gewächse (Farntypus, Equisetum-Typus, Lycopodium-Typus und Psilotum-Typus) stehen sie dem letztgenannten als dem einfachsten noch am nächsten. Das Wichtige bei der Organisation der Psilophytales ist, daß sie auch homologisierende Vergleiche mit Moosen und selbst Algen zulassen, was besonders bei einer hinterlassenen Schrift von Arber in allerdings übertriebener Weise zum Ausdruck kam. Unter Wiederholung ihrer früher bereits vorgebrachten Auseinandersetzungen sprechen sich die Verff. dann über den wahrscheinlichen Ursprung der Wurzeln dahin aus, »daß das Erscheinen spezialisierter Wurzeln während der Entwicklung des dem Landleben sich anpassenden Sporophyten mit Gefäßbündel stattgefunden habe, und daß nicht nötig sei, anzunehmen, daß schon bei Algen vorgebildete Organe etwa in Wurzeln umgewandelt seien.« Unter den weiteren Auslassungen der Verff. ist von Interesse, was sie über den etwaigen Zusammenhang der »Pteridophyten mit Sporangiphoren« sagen. Die Sporangiphoren bei den Sphenophyllales, den Equisetales usw. sind für sie als letzte Erinnerungen an die Verhältnisse bei den Psilophytalen

aufzufassen, bei denen die Sporangien terminal an den Auszweigungen der Sprosse saßen. Die Sporangien bei diesen scheinen als ein umgewandeltes Stück der genannten Auszweigungen des thallusartigen Körpers der genannten Pflanzen zu sein.

W. Gothan.

**Kidston, R., and Lang, W. H.,** On old red sandstone plants showing structure, from the Rhynie chert bed. Aberteenshire. V. The Thallophyta occurring in the peat bed; the succession of the plants throughout a vertical section of the bed, and the conditions of accumulation and preservation of the deposit.

Transact. Roy. Soc. Edinburg. 1921. 52, 4, 855—902. 10 Taf.

Die Verff. haben in der Pflanzenassoziation in dem devonischen Torf eine ganze Anzahl von gut erhaltenen Pilzresten gefunden, außerdem auch einige Algenreste; sogar Bakterienkolonien glauben sie noch bemerken zu können. Was zunächst die Pilze anbetrifft, so handelt es sich durchweg um einfachere Formen, die man am besten mit Phycomyzen vergleichen kann, was die Verff. auch tun. Von den Pilzen sind Hyphen, Sporen wohl erhalten. Die Bezeichnung ist wie auch die Unterscheidung in mancher Beziehung natürlich provisorisch, doch haben Verff. an bestimmten Pflanzen mit Regelmäßigkeit dieselben Pilzformen wiedergefunden, so daß man schon damals wie heute eine Wirtsbeständigkeit von bestimmten Pilzformen wird behaupten können. Die Pilzreste sind übrigens die ältesten bekannten und bezeugen das hohe Alter dieser Scharaktere, die hier nach der Auffassung der Autoren meist als Saprophyten anzusehen sind. Sie werden unter dem Namen *Palaeomyces* Seward aufgeführt. Die eben schon erwähnten Bakterienreste bestehen in kolonienartigem, ursprünglich wohl schleimigem Gehäuf, und scheinen aus einzelligen und aus Fadenbakterien (oder ? Cyanophyzen) hervorgegangen zu sein. Bedeutungsvoller ist wiederum eine problematische, als *Algites* (*Palaeonitella*) *Cranii* beschriebene Alge, die sich durch quirlige Verzweigung auszeichnet; die Verwandtschaft ist zweifelhaft (*Charazee*?). Den Beschluß macht eine neue Art von dem aus dem Devon schon bekannten *Nematophycus*, *N. Taiti*, von dem aber nur kleine Stücke beobachtet wurden. In dem nächsten Abschnitt beschreiben nun die Verff. unter Beziehung auf die schon in dem ersten Teil veröffentlichten Schichtenprofile die Ablagerung und die einzelnen Schichten genauer; es sind mehrere Lagen von dünnem, verkieseltem Torf vorhanden, die von sandigen oder andern Lagen getrennt werden. Wir brauchen darauf hier nicht näher einzugehen. Die Verteilung der Fossilien in den



einzelnen Schichten wird dann ebenfalls genau beschrieben. In einem Schlußkapitel folgt dann noch eine Betrachtung der Natur, der Bildungsbedingungen und der Erhaltungsweise der Pflanzenlager. Die wiederholte Unterbrechung des ziemlich reinen »Torfs« durch unreine sandige Lagen deutet auf ein im Sinken begriffenes Gebiet; die Pflanzen waren größtenteils in dem Torf autochthon zu beobachten, wenigstens in gewissen Lagen. Sie scheinen nicht direkt Wasserpflanzen gewesen zu sein, doch muß man wohl nassen Boden und wie die Autoren früher annahmen, zeitweise Überschwemmung annehmen. Die Kiesellösung mag mit der vulkanischen Tätigkeit in der Gegend in der damaligen Zeit zusammenhängen. Damit schließt die Reihe der Abhandlungen über die Pflanzen des Rhynie-Hornsteinbeds, das sicher zu den interessantesten Entdeckungen gehört, die die Palaeobotanik bisher gemacht hat. W. Gothan.

**Kräusel, R., Fossile Hölzer aus dem Tertiär von Sumatra.**

In Beitr. zur Geologie und Paläontologie von Süd-Sumatra. Herausgeg. von A. Tobler, Basel.

Verhand. Geol. Mijnbouwkund. Genootsch. Nederl. und Kolon. Geol. Ser. 1922. S'Gravenhage, V, 231—287. T. 1—7, 29 Fig.

Kr. macht zunächst in einer Einleitung auf die Schwierigkeiten der Bestimmung besonders fossiler Dikotylenhölzer aufmerksam und geht dann auf die bei tropischen, meist auch bei den lebenden noch wenig bekannten Verhältnisse der anatomischen Bestimmung ein. Sehr zu Nutzen kommen ihm hier die Bearbeitungen der Anatomie javanischer Bäume von Moll und Janssonius, deren rein beschreibende Methode (»Linnaeische Methode«) er ebenfalls anwendet. Man kann sagen, daß oft die Bestimmung auch von dikotylen Hölzern, geschickt durchgeführt, zu besseren Resultaten führt als manche Blattbestimmungen. Die mangelhafte Kenntnis der Anatomie vieler tropischer Bäume führt aber manchmal dazu, daß man ein selbst in allen Einzelheiten bekanntes Holz nicht »bestimmen« kann. Das Material umfaßt zwei Palmenhölzer und sonst nur dikotyle. Wir begnügen uns mit der Aufzählung der wichtigsten der in der mustergiltigen Arbeit beschriebenen Typen. *Palmoxylon tandjungense*, *Caesalpinioxylon palembangense*, *Anacardi-oxylon Molli*, *Dipteroxylon Tobleri* (mit Harzgängen, die bei den dikotylen Hölzern oft übersehen zu werden scheinen) und andere Arten (unbestimmt) derselben Gattung, *Djambioxylon sumatrense*. Die Hölzer stammen aus älterem und jüngerem Miozän und da nahe Verwandte von ihnen, soweit als solche erkennbar, noch heute dort wachsen, so können sich die Vegetationsbedingungen, mithin auch das Klima nicht nennenswert seitdem geändert haben. W. Gothan.



**Kräusel, R.,** Paläobotanische Notizen V. VI. V. Über einige fossile Koniferenhölzer.

Senckenbergiana. 1921. 5, III. 129—135.

—, VI. Der Bau des Wundholzes bei fossilen und rezenten Sequoien.

Ebenda. 135—142. T. I.

Verf. hat das von Frentzen aus dem Bundsandstein von Baden beschriebene Palaeotaxodioxylon Grünwettersbachense nachuntersucht und findet, daß es in der Hauptsache ein araucarioides Holz ist. Die mangelhafte Erhaltung erlaubt leider nicht eine genauere Bestimmung vorzunehmen; mit Taxodioxylon hat es nichts zu tun. Pityoxylon Schenki Kraus ist nach den Originalpräparaten von Kraus teils ein Cedroxylon mit Wundholzharzgängen, teils eine Sequoia mit ebensolchen. Im Schlußteil behandelt Verf. die anormalerweise bei Sequoia auftretenden Harzgänge (als Wundreaktion) und stellt fest, daß sie in derselben Weise bei rezenten wie bei fossilen Hölzern vorkommen, daß aber trotzdem eine Verwechslung mit andern harzgangführenden Hölzern bei genügender Kenntnis der sonstigen Merkmale nicht möglich sein sollte.

W. Gothan.

**Kräusel, R.,** Die Nahrung von Trachodon.

Palaeont. Zeitschr. 1922. IV, 2/3, 1 S.

Im Innern des Kadavers dieses Kreidesauriers fand sich ein Ballen, der als Mageninhalt aufzufassen ist. Bestimmt konnten noch werden Cunninghamamites elegans, eine häufige Kreidekonifere, Zweige von Koniferen, kleine Samen und Früchte. Es ist dies wohl das erstmal, daß noch nähere Bestimmungen an der Nahrung eines Kreidetiers gemacht werden konnten.

W. Gothan.

**Kräusel, R.,** Über einen fossilen Baumstamm von Bolang (Java), ein Beitrag zur Kenntnis der fossilen Flora von Niederländisch-Indien.

Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam, Versl. Wis- u. Naturk. Afd. 1922. XXXI, 1 u. 2, 15—21, 2 Fig., 1 Tafel.

Mit Anlehnung an die von Moll und Janssonius angewandte Methode bei der Beschreibung von Hölzern (d. h. eine möglichst genaue Einzelbeschreibung der Anatomie) und unter Benutzung der von diesen ausgeführten Bearbeitung der Anatomie javanischer Bäume beschreibt Verf. ein Laubholz, das er als zu den Dipterocarpaceen gehörig erkennt und Dipterocarpoxyton javanense nennt. Diese Bäume sind noch heute dort häufig.

W. Gothan.

**Johnson, Th.,** The male flowers or microstrobilus of *Ginkgoanthus Phillipsii*.

Rep. Yorksh. Philos. Soc. 1919. 1—6, 1 Tafel.

Verf. hat eine schon lange bekanntes Pflanzenfossil vom Charakter der *Stachyopitys*arten Schenks aus dem Jura von Yorkshire durch genauere Untersuchung als eine männliche Ginkgophytenblüte erkennen können. Durch Mazeration konnte er daraus Pollenkörner freimachen und an dem Pollensack eine ähnliche Struktur wie bei dem Ginkgo nachweisen. Die Arbeit beweist zugleich auch, daß derartige Objekte trotz des Einspruchs verschiedener Autoren mit Recht als männliche Ginkgo- bzw. Baiera-Blüten angesprochen worden sind. W. Gothan.

**Johnson, Th., and Gilmore, Jane,** The occurrence of a *Sequoia* at Washing-bay.

Scient. Proc. Roy. Dubl. Soc. 1921. XVI (N. S.), 345—352. T. 13, 14.

—, The occurrence of *Dewalquea* in the coal bore at Washing-bay.

Ebenda. 323—333. T. XI, XII.

Die bearbeiteten Funde wurden gelegentlich einer Kohlenbohrung bei Washing-bay in Irland gemacht. Verff. halten die Pflanzen für ober-oligozän, indem sie sie mit denen von Bovey-Tracey gleichsetzen. Die *Sequoia*, bei der auch Epidermen untersucht werden konnten, ist *S. Couttsiae* Heer, und dazu sollen auch die von Gardner mit *Cryptomeria* verglichenen alttertiären Coniferen Englands gehören und einige andere »Arten«. Die *Dewalquea* sind recht gut erhalten und erlaubten ebenfalls die Untersuchung von Unter- und Oberhaut. Die Verff. treten in eine erneute Diskussion der Verwandtschaft auf Grund der neu beobachteten Merkmale ein, ohne indes zu einem definitiven Schluß zu kommen. Sie neigen indes dazu, an eine Verwandtschaft mit den *Juglandazeen* zu glauben. Erst die Auffindung von Früchten kann die Sache aber entschieden fördern. W. Gothan.

**Arber, E. A. N., and Lawfield, F. W.,** On the external morphology of the stems of *Calamites*, with a revision of the British species of *Calamophloios* and *Dictyocalamites* of Upper carboniferous age.

Journ. Linn. Soc. Bot. 1920. 44, 507—530, T. 23—25.

Arber (†) hatte früher für die *Calamiten*stammreste, deren Oberflächensculptur erhalten ist — auch wenn sie etwa in Form bloßer

Häute vorkommen — den Namen *Calamophloios* vorgeschlagen und gibt nun hier mit Lawfield eine Übersicht der britischen Arten, die in dieser Erhaltungsweise bekannt sind. Es sind alles bekannte Arten, teils häufige, teils seltenere, wie *C. discifer* Weiß, *C. congenius*, letzterer ein sehr interessanter Fund in den englischen Upper coal measures; statt des Namens *Calamites* wird dann *Calamophloios* davorgesetzt.

Man kann leider nicht behaupten, daß mit dieser Bezeichnungsweise etwas gewonnen wäre, noch, daß sie nötig wäre. Man hat zwar bei den Lepidophyten von früher her mehrere »Gattungs«-Namen für die »Erhaltungszustände« der Stämme in Gebrauch, wie *Bergeria*, *Knorria*, indes rühren diese daher, daß die Natur dieser Art von Stammresten anfangs nicht erkannt wurde. Bewußt für gewisse »Erhaltungsformen« von Stämmen noch neue Namen einzuführen, erscheint zwecklos und erschwerend, ja vom Standpunkte der Botanik widersinnig. Es hat ja bisher genügt, zu sagen: *Calamites* (Marksteinkern) oder *Calamites* (Oberflächenskulptur erhalten), die neuen Namen können bei Neulingen nur irreführend wirken.

Weiter ist bedauerlich, daß Arber auch in dieser Arbeit auf seinem »*Dictyocalamites*« besteht. Ist die Vorstellung einer Equisetale mit im selben Internodium anastomosierenden Leitbündeln schon a priori unwahrscheinlich, so hat mir — wenn nicht die Figuren selbst schon für sich sprechen — ein Blick auf das Originalstück im British Museum genügt, um zu erkennen, daß hier die »Maschenbildung« durch gekreuztes Übereinanderliegen verschiedener Leitbündel desselben Stückes zustande gekommen ist. Es ist ein gewöhnlicher *Calamit*, vielleicht vom *Suckowii*-Typus, nicht einmal gut bestimmbar. Analoge »*Dictyosphenophyllen*« — wenn man so sagen darf — sind mir auch bekannt; jeder wird hier wie dort den wahren Sachverhalt leicht erkennen können.

W. Gothan.

**Compter, G. sen.**, unter Beihilfe von S. und G. Compter. Aus der Urzeit der Gegend von Apolda und aus der Vorgeschichte der Stadt.

122 Ss., 78 Textfig., 8 Tafeln, Titelbild (Keuperlandschaft). Leipzig. 1922.

Die vorliegende Schrift, deren Erscheinen durch Subskription von Schülern und Verehrern des Verf.s als Angebinde zu seinem 90. Geburtstag veröffentlicht wurde, stellt eine Zusammenfassung der Jahrzehnte langen Studien des Verf. auch über die Keuperflora der Gegend dar, enthält aber auch Mitteilungen über die jüngeren Formationen und Prähistorisches und Archäologisches; sie behandelt auch die dort gefun-

denen tierischen Versteinerungen der verschiedenen Geologischen Formationen. Die Schilderung der fossilen Flora nimmt aber den relativ größten Raum ein, und wir verdanken ja dem rastlosen Eifer des Verf.s wichtige Bereicherungen gerade der Kenntnis der älteren Keuperflora. Das Buch beginnt nach einer allgemeinen Einleitung mit der Darstellung dieser Pflanzenwelt und ihrer Lagerstätten. Die Arbeit enthält neben den schon bekannten, vom Verf. früher selbst von dort beschriebenen Pflanzen eine ganze Anzahl neuer Funde und auch neue Arten in nicht geringer Anzahl. Die wichtigste Mitteilung ist wohl die nach der Abbildung kaum zweifelhafte Blüte vom Charakter eines Cycas-Fruchtblatts, die die Angaben aus dem Basler Keuper bestätigt und noch etwas älter ist als die Basler Stücke. Ferner ein eigentümliches laubblattartiges als Farnblatt aufgefaßtes Blattstück mit Angiospermenhabitus, das allerdings ebensowenig als andere derartige »Phylliten« die Existenz dieser Gruppe in präkretazischen Schichten erweisen kann. Einige Auffassungen des Verf.s kann man aber nicht billigen, besonders die Deutung einer Anzahl von Keuper-Equisetales als Calamiten und die Angabe des Vorkommens von Cordaiten im Keuper. Außer den Keuperpflanzen finden noch einige Tertiärpflanzen und Geschiebehölzer Erwähnung.

W. Gothan.

**Torrey, R. E.,** *Telephragmoxylon and the origin of wood-parenchyma.*

Ann. of Bot. 1921. 35, 74—77. 3 Textfig. T. III.

Jeffrey hatte in seinem Buch: *Anatomy of woody plants*, 1917, geäußert, daß das Holzparenchym speziell beim Koniferenholz entstanden zu denken sei durch Septierung von Tracheiden gewöhnlicher Art. Verf. hat nun bei Gelegenheit der Bearbeitung einer größeren Menge von Hölzern aus dem Kaeno- und Mesozoikum von Texas in der Unterkreide einige Holzarten gefunden, die die geforderte Septierung sehr deutlich zeigen; er weist darauf hin, daß Miß Holden bereits 1913 ein Stück »*Brachyoxylon*« von Yorkshire (Jura) beschrieben hat, das solche septierten Tracheiden am Anfang jedes Jahresringes, also offenbar als normale Erscheinung, zeigt. So interessant die geologischen Funde im Hinblick auf Jeffreys Theorie sind, so erscheint es doch fraglich, ob man deswegen gleich eine neue Gattung aufstellen soll. Nach den Abbildungen und Beschreibungen des Verf.s liegt kein echt araucarioöider, sondern eine Art Übergangstypus vor, wie ihn etwa das *Protocedroxylon* des Ref. und dergleichen darstellen. Man kann sich sehr wohl vorstellen, daß innerhalb eines solchen als »Gattung« zu behandelnden Komplexes einige Formen oder Arten Hinneigungen zu



solchen Tracheïdenseptierungen zeigten, zumal bei einigen Formen des Typus ja Ref. selber schon fertiges Holzparenchym erwiesen hat. Es braucht das kein Grund für eine neue Gattung zu sein. W. Gothan.

**Sahni, B.,** On an australian specimen of *Clepsydropsis*.

Ann. of Bot. 1919. 33, 82—92. 2 Textfig. T. IV.

Die Arbeit zeigt zusammen mit einer früheren Mitteilung von Mrs. Osborn (Brit. Ass. 1915), daß im älteren Karbon, dem die Reste offenbar entstammen, auch in weit entlegenen Gondwanagebieten offenbar noch mehr Typen »europäischen« Karboncharakters vorkamen, als man denken möchte. Dies hebt Verf. allerdings selber nicht hervor. Beide Stücke stammen aus Neusüdwales, aber nicht vom gleichen Fundort; das Osbornsche enthält noch den Stamm, das Sahnische nur Blattbasen bzw. Blattspuren. Die *Clepsydropsis australis* schließt sich im ganzen an die *Clepsydropsis antiqua* Ungers aus dem Saalfelder Culm an; die Entwicklung des Blattspurquerschnittes ist bei beiden im Prinzip ähnlich. Verf. möchte *Ankyropteris* und *Clepsydropsis* vereinigen und im übrigen die ganzen *Zygopterideen* in zwei Gruppen teilen: die *Clepsydroïdeen*, bei denen, soweit der Stamm bekannt ist, die Blätter allseitig von dem aufrechten Stamme ausgingen, und die *Dineuroïdeen*, mit kriechendem Stamm und nur dorsaler Beblätterung. Ähnlich sind die von Kidston und Gwynne-Vaughan unterschiedenen Gruppen; nur *Gyropteris* paßt sich wenig gut hinein. W. Gothan.

**Stopes, M. C.,** The missing link in *Osmundites*.

Ann. of Bot. 1921. 35, 56—61. 1 Textfig. T. II.

Im Verfolg ihrer *Osmundaceen*-Studien hatten Kidston und Gwynne-Vaughan die Vermutung ausgesprochen, daß die bekannten fossilen und lebenden Arten der *Osmundaceen* in ihrer Leitbündelentwicklung darauf hinweisen, daß als Ausgangs- und Primärglied der Reihe eine *Protostele* mit homogenem Zentralxylem (ohne Mark) in Frage komme, ähnlich wie sie es für die *Zygopterideen* — *Botryopterideen* annehmen. Während bei diesen jedoch derartige Repräsentanten bekannt sind, war dies bei den *Osmunditen* nicht der Fall. Verf. hat nun in einem *Osmunditen* aus Australien (Queensland, »vielleicht aus der Kreideformation«) ein solches Exemplar mit solider Zentralstele entdeckt; das Xylem zeigt merkwürdigerweise deutliches Sekundärdickenwachstum. Im übrigen zeigt das Exemplar die allgemeine Struktur der *Osmunditen*, auch die charakteristische Hufeisenform des Blattspurquerschnittes. Die Blattspuren zeigen mehr modernen Bau und könnten als känozoisch gelten, die Stammstele macht im Rahmen des oben Gesagten den Eindruck höheren geologischen Alters,

das ja leider nicht mit Sicherheit bekannt ist. Mit Recht macht Verf. bezüglich des von Kidston und Gwynne-Vaughan gezogenen Vergleichs der Osmunditen mit der Botryopterideenreihe darauf aufmerksam, daß auch unter diesen in Botrychioxylon eine Form mit Zentralxylem mit Sekundärzuwachs vorhanden ist. W. Gothan.

**Dutt, C. P.**, *Pityostrobus macrocephalus* L. and H., a tertiary cone showing ovular structures.

Ann. of Bot. 1916. **30**, 529—549. T. 15.

Verf. hat zwei schon bekannte, strukturzeigende Zapfen aus dem Londoner Eozän mit z. T. sehr gut erhaltener Struktur neu untersucht, *Pinites macrocephalus* und *obovatus* Carruth., die nach ihm einer Art angehören, die er, sich der Seward'schen Nomenklatur anschließend, wie im Titel benennt. Die Zapfenachse ist zart, zeigt keine Harzgänge im Holzteil, dagegen in der Rinde. Die Zapfenschuppen zeigen normalen *Pinus*-Typ, mit auffällig großen Basalschuppen. Die Struktur der fast reifen Samen war z. T. sehr gut erhalten und ließ Integumente, Nucellus, Embryosack usw. gut erkennen; Pollenkörner mit Luftsäcken wie bei *Pinus* wurden am Gipfel des Nucellusschnabels gesehen; Verf. glaubt sogar Pollenschläuche in diesem gesehen zu haben. Zwei Samen zeigten noch den Embryo, anscheinend von polykotylem Typus. Die *Pinus*-art gehört zu Sect. *Strobus* und Verf. findet am meisten Ähnlichkeit mit *Pinus excelsa* L. Man muß allerdings gestehen, daß die Zapfen äußerlich wenig nach dieser langzapfigen Art aussehen, die außerdem nach Verf. auch Harzgänge im Holz der Zapfenachse hat. Ref. hält die Stopessche Bezeichnung *Pinostrobus* bei Arten wie der vorliegenden, die doch offenbar zu *Pinus* s. str. gehören werden, für entschieden richtiger als die viel umfassendere *Pityostrobus* Seward. W. Gothan.

**Hörich, O.**, Über *Protasolanus*, eine neue *Lepidophyten*-gattung aus dem deutschen Culm und über die Gattung *Asolanus* Wood.

Jahrb. Preuß. Geol. L.-A. 1920. **40**, I, 3. 434—459. T. 16, 17.

Im Culm von Neuahaldensleben bei Magdeburg wurde ein Baumstamm gefunden, der sich bei näherer Untersuchung als eine neue Form und Gattung herausstellte (*Protasolanus*). Die Form bietet unter den *Lepidophyten* besonders deshalb Interesse, weil sie nach Blattnarbenform, Stammskulptur mit den anderen bekannten *Lepidophyten* nur lose Verbindung zeigt, am ehesten noch mit der viel verkannten und herumgestoßenen sogenannten »*Sigillaria*« *camptotaenia* Wood, für die dieser Autor schon einmal den Namen *Asolanus* eingeführt hatte.

Verf. beschäftigt sich, durch die neue Culmform angeregt, auch mit *Asolanus* und betont neuerdings die Selbständigkeit dieser Gattung, die von Koehne und Zeiller schon hervorgehoben war. In den Lehrbüchern (z. B. in Seward's Handbuch) findet man meist nichts davon, und doch ist *Asolanus* gar nicht so selten und weit verbreitet. Die Bezeichnung *Protasolanus* für die Culmform ist gegeben, um auf die Beziehungen zu dem spätkarbonischen *Asolanus* hinzuweisen; die Form stellt eine höchst interessante Bereicherung der Culmflora dar.

W. Gothan.

### Wieland, G. R., Monocarpny and Pseudomonocarpny in the Cycadeoïds.

Amer. Journ. of Bot. 1921. 8, 218—230. T. IX—XII. 1 Textfig.

Verf. hatte schon früher die Ansicht geäußert, daß gewisse Cycadeoïdea-Arten nur einmal im Leben blühten und fruchteten. Insbesondere hatte ihn in dieser Auffassung bestärkt das wunderbare Exemplar von *Cycadeoïdea Dartoni*, das er im zweiten Band der »American fossil cycads« beschrieben hat. Die Unmasse von Blüten (zirka 1000) des Exemplars befinden sich alle, soweit untersucht, auf dem gleichen Reifestadium, ähnlich wie man das auch bei anderen Cycadeoïdea-Arten beobachten konnte. Verf. gibt hier nun zunächst einige bekannte Beispiele von Monocarpie an lebenden Pflanzen und bespricht dann näher die fünf Arten von Cycadeoïdea, die als echt monocarp gelten können; das beste Beispiel bietet die schon genannte *Cycadeoïdea Dartoni*. Bei dieser sind die Blüten reif; die untersuchten Blattbasen zeigen Vertrocknungs- und Schrumpfungerscheinungen, neue sich entwickelnde Blattschöpfe wurden auch an großen Schliffen nicht gefunden.

Bei einigen Cycadeoïdea-Arten mit besonders dickem »Stammpanzer« und zerstreuten Blütenzapfen darin kann man indes an eine Pseudomonocarpie wie bei *Pinus attenuata* denken, wo die Zapfen jüngeren Datums oft ungeöffnet bleiben bis zum Tode des Baumes, und dann zusammen mit den späteren erst sich öffnen. Für solche Fälle wie *Cycadeoïdea Dartoni* reicht man indessen mit dieser Erklärung nicht aus und muß echte Monocarpie annehmen.

Verf. bespricht dann die vermutlichen Klimaverhältnisse, unter denen die im ganzen ja sehr xerophytisch anmutenden Cycadeoïdeen gewachsen sein mögen. Er findet, daß, soweit die vegetativen Verhältnisse bekannt sind, diese darauf schließen lassen, daß sie recht wohl selbst kalt-trockenem Klima gewachsen scheinen; er weist darauf hin, daß die damit zusammen vorkommenden Koniferen durch die perio-

dischen Jahresringe auf einen Wechsel entweder von kalt-warmen, oder trocken-feuchten Vegetationsperioden, weisen. Auch hat er in dem Gebiet des Vorkommens in N. A. Anzeichen von zurückgehenden Wasserflächen beobachtet, und meint, daß dies auch auf die Bildung von Trockengebieten deute. An einigen Fundorten kommen die »cycads« zusammen mit den Dinosaurier-Ästen der Unterkreide vor.

Im Zusammenhang hiermit sei darauf hingewiesen, daß Stopes auf Grund der Koniferenfunde in der englischen Unterkreide, die u. a. viele Abietineen, daneben aber auch Cycadeoïdeen enthalten, ebenfalls an eine kühlere Pflanzenprovinz gedacht hatte. Das ganze Problem ist erschwert u. a. durch den Umstand, daß man den meisten Bennettiteen  $\pm$  xerophilen Typus nicht absprechen kann, und doch haben solche als Mitglieder von Moore bildenden Pflanzenassoziationen gelebt, wie z. B. Williamsonien des Jura und Wealden. Man wird mit solchen Schlüssen doch vorsichtig sein müssen, wiewohl gerade die nordamerikanischen Cycadeoïdeen, die auch z. B. starke einhüllende Haarbildung an der Basis der jungen Blätter zeigen, besonders xerophytisch anmuten. Es ist ja leider, wenn solche verkieselten Floren vorliegen, von den zarteren Gewächsen meist nicht viel erhalten geblieben, wie es ja auch in England ist. W. Gothan.

### Wieland, G. R., Distribution and relationships of the Cycadeoids.

Amer. Journ. of Bot. 1920. 7, 4. 154—171. 1 Taf.

Der bekannte Palaeobotaniker verfißt in diesem Vortrage den Standpunkt, daß die Gattung Cycadeoidea im weitesten Sinne mit ihren Verwandten (d. h. also den Bennettitaceen, wenn diese Bezeichnung auch vom Verf. nicht angewandt wird) das Mesozoische Zeitalter beherrscht habe. Zu diesen Cycadeoiden zieht der Verf. nun Formen von völlig anderem Habitus hinzu, wie Wielandella und die von ihm abgebildete, ebenfalls kleinblättrige Williamsoniella coronata, die er als Araucarien-ähnlich beschreibt. Derartige aus kleinblättrigen und xerophilen Cycadeoiden bestehende Wälder sollen nun eine weit größere Verbreitung im Mesozoikum gehabt haben, als alle anderen Gymnospermenwälder zusammen. Demnach müssen die Vorstellungen über ein tropisches Klima des Mesozoikum wesentlich modifiziert werden. Zwar gibt Wieland zu, daß diese kleinblättrigen Formen mit zahllosen großblättrigen Bewohnern tropischfeuchter Gebiete verwandt waren, doch seien diese die weniger anpassungsfähigen Elemente des Waldes gewesen, die daher baldiger Vernichtung nicht entgehen konnten. Während Pflanzen wie Wielandella und Williamsoniella, von wahrscheinlich tropophilem, blatt-



werfendem Charakter, an gemäßigtes, ja kühles Klima angepaßt, mit den gleichzeitig lebenden Ginkgophyten und den ältesten Angiospermen befähigt waren, in jedem beliebigen Klima zu leben.

Wieland hebt den großen Gegensatz hervor, der zwischen unserer Kenntnis von ca. 3000 Vertretern des Carbon und den etwa 100 bekannt gewordenen Angehörigen des Mesozoikum besteht. Die Ursachen liegen ja klar zutage, da die Carbonflora in den ausgebeuteten Kohlenflözen mehr und mehr bekannt wurde, während das Mesozoikum zwar zahllose Gymnospermenstämme, aber alle von beunruhigender Einförmigkeit geliefert habe.

Wenn man rückwärts schaut, so tauchen unter die Coniferophyten, Cycadophyten und Ginkgophyten bis zu den Pteridospermen, die zu den Lepidophyten und den primitivsten Gymnospermen im Palaeozoikum zurückreichen. Oder in anderer Richtung: Devonische Pteridophyten und Lepidophyten entsenden ihren Beitrag zu dem ganzen Gymnospermen Complex, so daß Cordaiten, Araucarien und andere Coniferophyten die Abkommen der Lepidophyten darstellen würden. Hierher wären auch Brachyphyllum und besonders Taeniopteris als hervorragende Vertreter der Trias zu stellen, deren schmalblättriger Cycadeoider Habitus zu den Blattyten der Oleander und Magnolien überleiten könnte. Nachdem dann die Cycadeoiden im oberen Trias oder Keuper ihre höchste Differenzierung erfahren haben, gehen sie rasch ihrem Untergang entgegen, während dann in der Glazialperiode und der darauffolgenden Trockenzeit die Verbreitung und gleichzeitig Ausbreitung der Angiospermen einsetzt.

Aus dem hier angeführten gehen ja die im zweiten Teil des Vortrags näher ausgeführten Gedanken über die Verwandtschaftsverhältnisse bereits im wesentlichen hervor. Trotz aller Unterschiede im einzelnen müssen doch wohl Cycadeen und Cycadeoiden als nächstverwandte Stämme derselben oder nahe verwandter Devon- oder Carbonvorfahren angesehen werden. Doch sind neben den kurzen, dicken und mit reichem Mark versehenen Cycas- und Cycadeoiden-Stämmen als charakteristische Formen der Cycadeoiden ja vielmehr die schwachstämmigen und kleinblättrigen Formen wie Williamsoniella anzusehen, wie Wieland vorher ausführlich betont hatte.

Blätter sowohl wie Sporophylle zeigen Unterschiede. Spiralige Anordnung von Makro- und Mikrosporophyllen scheinen etwa auf Gnetaeen und Coniferen hinzuweisen, während andererseits die zweispitzige Form von Mikrosporophyllen an die mexikanische Ceratozamia erinnert.

Was nun die Pteridospermen betrefft, so nimmt man ja die Abstammung der gesamten Cycadophyten von Farnen an, und da wären

die Samen-Farne wie *Lyginodendron* u. a. natürlich die gegebene Überleitung.

Die Cordaitaceen sind nach unten ebensoschwer anzuschließen, wie nach oben weiter zu verfolgen. Es scheinen Parallelbildungen zu sein über deren Beziehungen zu den Cycadeoiden nichts bestimmtes zu sagen ist.

Formen, die den charakteristischen auf Farne hinweisenden Blättern von Ginkgo ähneln, sind vielfach in mesozoischen Schichten vorhanden, doch da man Ginkgo selbst nur eine isolierte Stellung anzuweisen vermag, ist es mit diesen viel weniger bekannten Pflanzen nicht anders.

Dagegen meint Verf., daß *Araucaria* bessere Anknüpfung an die Cycadeoiden böte. Wiederum sieht man den dicken Markkörper und schmalen Holzmantel in vegetativen wie fertilen Sproßen, wie bei den Cycadeen schon; Aufbau und Verzweigung, Korkbekleidung findet sich nach Wieland in *Araucarien* und Cycadeoiden sehr ähnlich. Daß das fertile Sporophyll von nicht fertilen Gliedern umgeben sei, ist ein weiterer Vergleichspunkt, den Wieland hervorhebt. Schließlich meint der Verf., daß all diese Ähnlichkeiten oder Parallelismen in der Jurazeit mehr hervorgetreten sein dürften, da die *Araucarien* seitdem wahrscheinlich in Verbindung mit ihrem einfacheren Blatttypus und Einschränkung ihrer Verbreitung sich vereinfacht haben dürften.

*Pinus*, wie die daran schließenden Gymnospermen unterscheiden sich von den Stämmen der Cycadeen und Cycadeoiden durch den Besitz der charakteristischen Markstrahlen, die als geologisch neue Bildungen auftreten. Inwieweit im übrigen in Blättern, Zapfen usw. ältere mesozoische Gymnospermen und *Pinus*-ähnliche Formen den Cycadeoiden gleichen, läßt Wieland dahingestellt sein.

Für Dikotylen und Gnetaceen nimmt er mehr Analogien als Verwandtschaft in Anspruch und betrachtet nach dem Vorbilde von Lignier und Tison die Gnetaceen als abweichende Angiospermen mit einigen Gymnospermen-Merkmalen. Den von E. W. Berry vorgenommenen Vergleich und Ableitung der Dikotylen von den Gnetaceen resp. ihren Vorfahren lehnt er ab; wenn die Gnetaceen auch noch existierten, so wären sie wahrscheinlich erst späte Ableitungen von allzu langsamer Entwicklung, um als Vorfahren von irgend etwas Neuem gelten zu können.

Wie Wieland häufiger mit einem fast mitleidigen Blick auf die Botaniker herabsieht, die die Chronologie außer Acht ließen, so kann man vom botanischen Gesichtspunkte aus ebenso vielfach anderer Ansicht sein als er, man vergleiche dazu das vorhergehende Referat über Chamberlain.

G. Karsten.

**Buehholz, John T.,** Embryo development and polyembryony in relation to the phylogeny of Conifers.

Amer. Journ. of Bot. 1920. 7, 125—145.

Verf. knüpft diese alle Koniferen umfassende Betrachtung an frühere hier (XIII, S. 52—54) besprochene Arbeiten, die sich auf Pinus und die Abietineen beschränkten, an, deren Ergebnisse er kurz referiert. Sciadopitys, die Podocarpusarten, Araucarineen, Taxineen, Taxodien und Cupressineen, Actinostrobus und Callitris, endlich Sequoia werden an der Hand der verschiedenen darüber vorliegenden Literatur durchgesprochen und das Resultat in Form eines Diagramm-Stammbaumes zusammengefaßt.

Die Hauptgesichtspunkte sind, daß die Polyembryonie durch Spaltung des aus einem Archegonium hervorgehenden Embryos, Spaltembryonie, gegenüber der einfachen, durch Weiterentwicklung mehrerer befruchteten Archegonien entstehenden Polyembryonie als primitives Merkmal aufgefaßt wird, ebenso gelten Verf. als primitiv: Embryowachstum mit einer dreiseitigen Scheitelzelle, Bildung von Rosettenembryonen, deren verschiedene Stadien gezeigt werden, und in der entwickelten Pflanze soll die Bildung morphologisch verschiedener Kurz- und Langtriebe als primitives Merkmal betrachtet werden. Die mit Schutzkappen über dem Embryo versehenen Podocarpus (pro parte), Cephalotaxus, Agathis und Araucariaformen entbehren dadurch der Spaltembryonen; Verf. leitet sie daher von einem anderen Vorfahrenstamm als die übrigen Koniferen ab.

Nach all diesen verschiedenen Gesichtspunkten stünde Pinus als älteste und primitivste Form da, überhaupt und insbesondere für die Abietineen, Juniperus für die Cupressineen im engeren Sinne; Taxodium ist primitiver als Cunninghamia, Sciadopitys als Podocarpus und Cephalotaxus, Widdringtonia als Actinostrobus und Callitris, endlich Taxus als Torreya.

So ist dieser Stammbaum nach den angeführten Gesichtspunkten streng durchgeführt. Ob diese tatsächlich dem Sachverhalt entsprechen, bleibe einstweilen dahingestellt, denn einige Einwände liegen auf der Hand. Wie erklärt es sich z. B., daß gerade die als älteste aller Koniferen angesprochene Gattung Pinus bei weitem am formenreichsten ist, sich den verschiedensten klimatischen und edaphischen Einflüssen am besten angepaßt erweist, daß ebenso der als primitiv angesprochene Juniperus von den Cupressineen (Thuja, Tetrclinis) wiederum die artenreichste und am weitesten verbreitete Gattung darstellt? Über die morphologischen Merkmale kann man zweifelhaft sein, ob die ausgeprägte Differenzierung in Kurz- und Langtriebe, wie sie unsere einheimischen



Laubbäume, z. B. die Buche, zeigen, primitiver sei als die nur mit Langtrieben wachsenden Tropenbäume, wie *Schizolobium excelsum*. Das dürfte, scheint Ref., mehr eine Frage der klimatisch-edaphischen Einflüsse als der primitiven oder fortgeschritteneren Entwicklungsstufe sein.

Dabei soll nicht verkannt werden, daß die Betrachtungen von Buchholz Entwicklungsstadien, die bis dahin minder beachtet waren, unserem Verständnis näher gebracht haben, wenn auch seine Schlußfolgerungen nicht allgemein geteilt werden können.

G. Karsten.

### Chamberlain, Charles S., The living Cycads and the phylogeny of seed plants.

Amer. Journ. of Bot. 1920. 7, 145—153.

Der Inhalt dieses Vortrages ist in kurzen Worten der folgende: Die lebenden Formen der Cycadeen gehen auf die Cycadofilices zurück, die Chamberlain von den Pteridophyten, und zwar speziell den Vorfahren der Farne herleitet, aus denen sie im Devon hervorgegangen sein sollen. Die Spaltung in die eigentlichen Cycadophyten und die Bennettiteen erfolgte im Perm. Letztere sind ausgestorben, ohne irgendwelche Abzweigungen über die Kreidezeit hinaus hinterlassen zu haben. (NB. Bennettites = Cycadeoidea cf. dazu Ref. Wieland.) Die Cycadophyten sind in den wenigen über die Subtropen und Tropen aller Weltteile verteilten Gattungen erhalten und dem Aussterben nahe.

Ebenfalls aus den Pteridophyten, doch vielleicht eher den Vorfahren der Lycopodiaceen, haben sich im Devon die Cordaiteen herausgebildet, deren Fortsetzung Chamberlain in den Ginkgoaceen, Koniferen und Gnetaceen erblickt (? Ref.). Den Ursprung der Angiospermen verzeichnet das Schema in der Gabel zwischen Cycadophyten und Coniferophyten, ohne bestimmten Ausgang anzudeuten, doch deutlich den Coniferophyten zuneigend.

Während im Text der Ausgang der Angiospermen von den Cycadophyten mit einem entschieden »nein« abgelehnt wird, wird die Diskussion über ihre Herkunft von Koniferen und Gnetaceen weiter durchgeführt. Das neue Moment, das vom Verf. in diesen Fragen eingeführt wird, ist: Erhalten bleiben konnten nur die Holzpflanzen. Aller Wahrscheinlichkeit nach gehörten aber zu den Koniferen, Gnetaceen und Angiospermen, auch krautige Pflanzen, die nicht auf uns überkommen sind. Solche Kräuter müssen sowohl bei den Koniferen, besonders aber auch zwischen den so himmelweit verschiedenen drei Gattungen der Gnetaceen, die jetzt stark spezialisiert sind, als Zwischenglieder bestanden haben, die mit ebenfalls krautigen Vorfahren der jetzigen Angiospermen sehr wohl in engeren Beziehungen gestanden haben mögen.



Ref., der stets den Standpunkt vertreten hat, daß die Gnetaceen immer noch die beste Anknüpfung der Angiospermen an die Gymnospermen bieten (cf. Lehrb. d. Botanik, Aufl. XV, 1921), freut sich, in diesem Vortrag eine kleine Annäherung der Anschauung des Verf.s an die seinige feststellen zu können, während früher in der letzten (1910) mit zu Gebote stehenden Auflage von *Morphology of Gymnosperms* von Coulter und Chamberlain der Gedanke einer Ableitung der Angiospermen von den Gymnospermen ziemlich schroff abgelehnt wurde.

G. Karsten.

### Huber, Bruno, Zur Biologie der Torfmoororchidee *Liparis Loyselii* Rich.

Sitzungsber. Akad. der Wiss. Wien, Math. Naturw. Klasse. Abt. I. 1921.  
130, 307—328. 1 Taf.

H. liefert eine hübsche kleine Monographie der schon von Irmisch und Goebel untersuchten *Malaxide*.

Er schildert den anatomischen Bau und die Entwicklungsgeschichte in Zusammenhang mit der Pilzinfektion. Die nie fehlende regelmäßige Verpilzung findet sich in den Rindenschichten des Rhizoms, die ziemlich langen Wurzeln sind abgesehen von ihrer Basis pilzfrei. Die Art der Verpilzung weicht in manchem vom Typus ab, so bildet der Pilz häufig seine Sporenketten in toten Epidermiszellen der Wurzel, eine dauernde Pilzwirtzellschicht fehlt.

Die  $\text{CO}_2$ -Assimilation der Stängelblätter bescheidenden Pflanze ist reger als bei anderen untersuchten Orchideen, desgl. die Wasserdurchströmung, auf den  $\text{mm}^2$  treffen z. B. 136 Spaltöffnungen gegen 70—80 bei *Epipactis palustris* und 50 bei *Gymnadenia odoratissima*. Versuche zur Bestimmung der Transpirationsgröße zeigen mit einer Wasserabgabe von 2,16 mg pro Stunde und  $\text{cm}^2$  einen sehr hohen Wert, der dem geringen Nährsalzgehalt des Hochmoorwassers entspricht.

Der Pilz läßt sich leicht isolieren und gehört zur *Rhizostonia repens*-Gruppe Bernards. Physiologisch verhält er sich ähnlich wie die anderen vom Ref. untersuchten Orchideenpilze, er ist ein mit sehr geringen N-Mengen auskommender Ammoniumorganismus, wächst aber nicht auf N-freiem Substrat.

Pilzfreie Pflanzen, die durch Abtrennung der jungen Knolle mit unverpilzter Achse gewonnen werden, sterben zum größten Teil ab. Versuche zur Samenkeimung verlaufen negativ.

Die biologische Bedeutung der Verpilzung ist in der Richtung des Gewinns an Nährsalzen und N. zu suchen und mit dem Insektenfang der *Drosera* in Parallele zu setzen.

Burgeff.



## Gewebe.

- Heinricher, E., Das Absorptionssystem von *Arceuthobium oxycedri* (D. C.) M. Bieb. (Ber. d. d. bot. Ges. 1921. 39, [20]ff.)

## Physiologie.

- Brunswik, H., Der mikrochemische Nachweis pflanzlicher Blausäureverbindungen. Eine neue mikrochem. Methode zum Nachweis von Cyanwasserstoff u. Emulsin. (Sitzgsber. Ak. Wiss. Wien, Math.-nat. Kl. Abt. I. 1921/22. 130, 383—435. 1 Textfig.)
- Cohn, E. J., Studies in the physical chemistry of the proteins. I. The solubility of certain proteins at their isoelectric points. (Journ. Gen. Physiol. 1922. 4, 697—722. 2 Textfig.)
- Eggerth, A. H., and Bellows, M., The flocculation of bacteria by proteins. (Ebenda. 669—680.)
- Irwin, M., and Weinstein, M., Comparative studies on respiration XXI. Acid formation and decreased production of CO<sub>2</sub> due to ethylalcohol. (Amer. Journ. of Bot. 1922. 9, 277—282.)
- Kiesel, A., Beitrag zur Kenntnis der Bestandteile der Pollenkörner von *Pinus silvestris*. (Zeitschr. f. physiol. Chemie. 1922. 120, 85—90.)
- Muenschel, W. C., The effect of transpiration on the absorption of salts by plants. (Amer. Journ. of Bot. 1922. 9, 311—329.)
- Nakajima, Y., Über die Lebensdauer der Samen der Gattung *Salix*. (Bot. Mag. Tokyo. 1921. 35, 17—42.)
- Northrop, J. H., The stability of bacterial suspensions. I. A convenient cell for microscopic cataphoresis experiments. (Journ. Gen. Physiol. 1922. 4, 629—634. 1 Textfig.)
- , and De Kruif, P. H., The stability of bacterial suspensions. II. The agglutination of the bacillus of rabbit septicemia and of *Bacillus typhosus* by electrolytes. (Ebenda. 639—654. 10 Textfig.)
- , —, The stability of bacterial suspensions. III. Agglutination in the presence of proteins, normal serum, and immune serum. (Ebenda. 655—668. 7 Textfig.)
- Purdy, H. A., Studies on the path of transmission of phototropic and geotropic stimuli in the coleoptile of *Avena*. (K. Danske Vidensk. Selskab. Biol. Meddelelser. 1921. 3, 8. 29 S.)
- Turina, B., Vergleichende Versuche über die Einwirkung der Selen-, Schwefel- und Tellursalze auf die Pflanzen. (Nebst Bemerkungen zu der Frage, ob die allgemeine Ansicht von der Absorption der anorganischen Stoffe durch das Wurzelsystem zu ändern ist.) (Biochem. Zeitschr. 1922. 129, 507—533.)
- Warburg, O., und Negelein, E., Über den Energieumsatz bei der Kohlensäure-assimilation. (Naturwissensch. 1922. 10, 647—653. 2 Textfig.)

## Fortpflanzung und Vererbung.

- Dahlgren, K. V. O., Selbststerilität innerhalb Klouen von *Lysimachia Nummularia*. (Hereditas. 1922. 3, 200—210.)
- Hagiwara, On the linked Genes and the linkage group in the leaf of *Morning-glory* (Japanisch). (Journ. Sc. Agric. Soc. 1921. 224, 337—377. 1 Fig.)
- Nilsson-Ehle, H., Über freie Kombination und Koppelung verschiedener Chlorophyllerheiten bei Gerste. (Hereditas. 1922. 3, 191—199.)
- So, M., On the inheritance of variegation in barley. (Japanisch.) (Jap. Journ. of Genetics. 1921. 1, 21—36.)
- Stein, E., Über den Einfluß von Radiumbestrahlung auf *Antirrhinum*. (Zeitschr. f. induct. Abstammgs.- u. Vererb.-Lehre. 1922. 29, 1—15. 15 Textfig.)
- Takezaki, Y., Über die Vererbung der Blattfarbe bei den purpurnen Reispflanzen. (Japanisch.) (Jap. Journ. of Genetics. 1921. 1, 37—43. 2 Fig.)
- Terao, H., Mutation and inheritance of semisterility in the rice-plant. (Japanisch.) (Ebenda. 45—54.)

## Ökologie.

- Fischer, H.**, Ein alter Irrtum in der Pflanzenbiologie: Das angebliche Selbststeinschrauben der *Erodium*-Grannen. (*Natur*. 1922. **13**, 342—343.)  
**Melin, E.**, Untersuchungen über die *Larix*-Mykorrhiza. 1. Synthese der Mykorrhiza in Reinkultur. (*Svensk bot. Tidskr.* 1922. **16**, 161 ff.)

## Algen.

- Brühl, P.**, and **Biswas, K.**, Algae of Bengal Filter-beds. Calcutta, Univ. Press. 1922. 17 S. 5 Taf.  
**Gardner, N. L.**, The genus *Fucus* on the Pacific coast of North America. (Univ. Calif. Publ. Berkeley. 1922. 180 S. 60 Pl.)  
**Marukawa, H.**, Illustrationen für die Bestimmung der Planktonorganismen. Bd. I. Peridinea. (Japanisch.) Tokyo. 1921. 84 S. 34 Taf.  
**Merriman, M. L.**, A new species of *Spirogyra* with unusual arrangement of the chromatophores. (*Amer. Journ. of Botany*. 1922. **9**, 283—284. 3 Fig.)  
**Mitchell, M.**, Research on *Macrocystis*. (*Linn. Soc. London*. 1922. January.)  
**Oltmanns, F.**, Morphologie und Biologie der Algen. 2. umgearb. Aufl. Bd. 2. Phaeophyceae-Rhodophyceae. G. Fischer, Jena. 1922. 439 S. Fig. 288—612.  
**Penard, E.**, Studies on some Flagellata. (*Proceed. Acad. Nat. Sc. Philadelphia*. 1921. **73**, 105—168. 4 Pl.)  
**Sjöstedt, H.**, Om *Prasiola cornucopiae* J. G. Ag. och *Prasiola stipitata* v. Suhr samt deras förhållande inbördes. (*Bot. Notiser*. 1922. 37—45.)

## Bakterien.

- Boskamp, E.**, Über Bau, Lebensweise und systematische Stellung von *Selenomonas palpitans* (Simons). (*Centralbl. f. Bakt. Abt. I.* 1922. **88**, 58—73. 1 Taf.)  
**Eggerth, A. H.**, s. unter Physiologie.  
**Northrop, J. H.**, s. unter Physiologie.

## Pilze.

- Melin, E.**, s. unter Ökologie.  
**Schwarze, C. A.**, The method of cleavage in the sporangia of certain fungi. (*Mycologia*. 1922. **14**, 143—172. Pl. 15—16, 6 Textfig.)  
**Wollenweber, H. W.**, Zur Systematisierung der Strahlenpilze. (Gattung *Actinomyces* Harz.) (*Ber. d. d. bot. Ges.* 1921. **39**, [26] ff.)

## Flechten.

- Gams, H.**, Aus der Lebensgeschichte der Flechten. I. (*Mikrokosmos*. 1922. **15**, 187—190.)

## Moose.

- Douin, R.**, Le sporophyte des Marchantiées. (*Rev. gén. Bot.* 1922. **34**, 321—335. 2 Taf., 4 Textabb.)

## Gymnospermen.

- Kubart, B.**, Ein Beitrag zur systematischen Stellung von *Acmopyle Pancheri* (Brongn. et Gris.) Pilger. (*Österr. bot. Zeitschr.* 1922. **71**, 83—87. 1 Textfig.)

## Angiospermen.

- Anderson, F.**, The development of the flower and embryogony of *Martynia louisiana*. (*Bull. Torrey Bot. Club.* 1922. **49**, 141—158. Taf. 7, 8.)  
**Dahlgren, K. V. O.**, Om *Lysimachia nummularia* i Sverige. (*Bot. Notiser*. 1922. 129—148. 2 Fig.)



- Lewin, K., Systematische Gliederung und geographische Verbreitung der Arctotidaceae-  
 Artotidinae. (Fedde, Repert. 1922. Beih. 11. 1—75. 6 Taf.)
- Schellenberg, G., Die systematische Gliederung der Gramineen. (Bot. Archiv.  
 1922. 1, 257—260. 1 Stammbaum.)
- Sehnarf, K., Kleine Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermen. III. Zur  
 Samenentwicklung einiger Viola-Bastarde. (Österr. bot. Zeitschr. 1922. 71,  
 190—199. 3 Textabb.)
- Soo, R., Die Gattung *Saponaria* in Ungarn und der Formenkreis der *S. officinalis* L.  
 (Magyar Bot. Lapok. 1922. 19, 42—47.)

### Pflanzengeographie. Floristik.

- Clements, F. E., Drought periods and climatic cycles. (Journ. Ecology. 1921.  
 2, 181—188.)
- Drevernann, F., Die Moore um Frankfurt. (Ber. Senckenb. Naturf. Ges. 1921.  
 51, 97—103.)
- Guyot, H., Contribution phytogéographique sur le versant méridional des Alpes  
 pennines. (Bull. Soc. Bot. Genève. 1921. 13, 185—216.)
- Haines, H. H., The Botany of Bihar and Orissa (Calyciflorae). London. 1922.  
 3, 225—418.)
- Karsten und Schenk, Vegetationsbilder. 14. Reihe. H. 4: Nitzschke, H., Die  
 Halphyten im Marschgebiet der Jade. (Taf. 19—24; H. 5/6: Schenck.  
 Vegetationsbilder aus d. Sierra de Mixteca, Mexiko. (XXIII S., Taf. 25—36.)  
 G. Fischer, Jena. 1922.)
- Keller, R., Über die Verbreitung der Rubusarten und -unterarten in der Schweiz.  
 (Mitt. naturf. Ges. Winterthur. 1922. H. 14.)
- Limpriht, W., Botanische Reisen in den Hochgebirgen Chinas und Ost-Tibets.  
 (Fedde, Repert. 1922. Beih. 12, 1—515. 9 Karten, 30 Abb. auf Taf.)
- Mildbraed, J., Wissenschaftliche Ergebnisse der 2. Deutschen Zentral-Afrika-  
 Expedition 1910—1911 unter Führung Adolf Friedrichs, Herzogs in Mecklenburg.  
 Bd. II. Botanik. Klinkhardt u. Biermann, Leipzig. 1922. 202 S. 90 Taf.
- Nordhagen, R., Vegetationsstudien auf der Insel Utsire im westlichen Norwegen.  
 (Bergens Mus. Aarbok 1920—1921. 1922. 1—149. 36 Abb., 1 Karte.)
- Pawtowski, B., Geobotaniczne stosunki Szeczyzny. Die geobotanischen Verhält-  
 nisse der Karpathen in der Umgebung von Nowy Sacz. (Bull. Acad. Polon.  
 Sc. et Littr. Cl. math.-nat. sér. B. 1921. 251—272.)
- Sargent, C. S., A manual of the trees of North America, exclusive of Mexico.  
 (Second edition [Boston and New York]. 1922. 910 S. 796 Fig.)
- Scharfetter, R., Klimarhythmik, Vegetationsrhythmik und Formationsrhythmik. (Österr.  
 bot. Zeitschr. 1922. 71, 153—171. 1 Textabb.)
- Steffen, H., Zur weiteren Kenntnis der Quellmoore des preußischen Landrückens  
 mit hauptsächlichlicher Berücksichtigung ihrer Vegetation. (Bot. Archiv. 1922.  
 1, 261—274, 275—313.)
- Svedberg, T., Et bidrag till de statistiska metodernas användning inom växtbiologien.  
 (Ein Beitrag zur Anwendung der statistischen Methoden in der Pflanzensoziologie.)  
 (Svensk bot. Tidskr. 1922. 16, 1—8.)
- , Statistisk vegetationsanalys. (Statistische Vegetationsanalyse. (Ebenda. 197—205.)
- Wangerin, W., Die Grundfragen der Pflanzensoziologie. (Naturwissensch. 1922.  
 10, 574—582.)

### Palaeophytologie.

- Florin, R., On the Geological History of the *Sciadopitineae*. (Svensk bot. Tidskr.  
 1922. 16, 260—270.)
- Krystofovich, A. N., Some Tertiary Plants of Posciet-Bay, Southern Ussuri-  
 district, collected by Mr. F. Ahnert. (Records Geol. Comm. Russ. Far East.  
 1921. 11, 1—31. 3 Taf.)

- Krystofovich, A. N.**, Tertiary Plants from Amagu river, Primorskayaprovinc, discovered by Mr. A. Kuznehoff. (Records Geol. Comm. Russ. Far East. 1922. **15**, 1—15. 3 Taf.)
- Wieland, G. R.**, Devonian Plants. (Science. 1922. **55**, 427—428.)

### Teratologie und Pflanzenkrankheiten.

- Adams, J. F.**, Observations on frost protection and drouth spot of apple. (Phytopathology. 1922. **12**, 184—187. 1 Textfig.)
- Aoi, K.**, Studies on the Reddish Coloration of Polished Rice. (Rept. Imp. Cent. Agric. Exp. Stat. Tokyo. 1921. **45**, 29—69. 3 Taf.) (Japan.)
- Hemmi, T.**, On the pathogenesis of some parasitic fungi causing the anthracnose in some plants (Japan.). (Journ. Agr. Dendrol. Soc. Sapporo. 1921. **13**, 55—64.)
- , Two anthracnoses on Rhus plants (Japan.). (Ebenda. 25—54. 1 Pl.)
- Kasai, M.**, Observations and Experiments on the Leafroll Disease of the Irish-potato in Japan. (Ber. Ohara Inst. 1921. **2**, 47—77.)

### Angewandte Botanik.

- Bub-Bodmar, F.**, und **Tilger, B.**, Die Konservierung des Holzes in Theorie und Praxis. P. Parey, Berlin. 1922. 1006 S. 4 Taf., 253 Textbilder.
- Helbig, M.**, und **Rößler**, Experimentelle Untersuchungen über die Wasserverdunstung des natürlich gelagerten (gewachsenen) Bodens. (Zeitschr. f. Pflanzenernährung u. Düngung. A. Wiss. Teil. 1922. **1**, 95—102.)

### Verschiedenes.

- Benecke, W.**, Moritz Büsgen. (Ber. d. d. bot. Ges. 1921. **39**, [87]ff.)
- Boresch, K.**, Friedrich Czapek. (Ebenda. [97 ff.] Mit Bildnistaf.)
- Harms, H.**, August Schulz. (Ebenda. [115]ff.)
- Lo Priore, G.**, Odoardo Beccari. (Ebenda. [56 ff.] Mit Bildnistaf.)
- Richter, O.**, Karl Mikosch. (Ebenda. [31 ff.] Mit Bildnis.)

### Notiz.

Saccardos Sylloge Fungorum soll vom botanischen Institut in Pavia fortgesetzt werden. Zwecks Erreichung größtmöglicher Vollständigkeit bittet Prof. Montemartini die Verff. der mykologischen Arbeiten, welche nach 1917 erschienen sind, diese zu senden an das

Laboratorio crittogamico in  
Pavia.

### Personalsnachricht.

Prof. S. V. Simon-Göttingen nahm einen Ruf nach Bonn (als Nachfolger Prof. Kurt Noacks) an.



## Neue Veröffentlichungen aus dem Verlag von Gustav Fischer in Jena

*Der Preis für die angezeigten Bücher ergibt sich durch Vervielfältigung der nach dem Titel stehenden Grundzahl (Gr.-Z.) nach der jeweils gebundenen, zum Zeitensummen der Deutschen Buchhändler empfohlenen Schlüsselzahl (S.-Z.). Die für gebundene Bücher sich ergebenden Preise sind nicht verbindlich. — Bei Lieferung nach dem Ausland erfolgt Berechnung in der Währung des betr. Landes*

# Morphologie und Biologie der Algen

Von

**Dr. Friedrich Oltmanns**

Professor der Botanik an der Universität Freiburg i. Br.

Zweite, umgearbeitete Auflage

**Erster Band: Chrysophyceae — Chlorophyceae.** Mit 287 Abbild. im Text.  
VI, 459 S. gr. 8° 1922 Gr.-Z. 7.50, geb. 10.50

Inhalt: 1. Chrysophyceae. — 2. Heterocontae. — 3. Cryptomonadales. — 4. Euglenaceae. — 5. Dinoflagellata. — 6. Conjugatae. — 7. Bacillariaceae. — 8. Chlorophyceae. Volvocales, Prasinococcales, Ulvariales, Siphonocladiales, Siphonales, Charales.

**Zweiter Band: Phaeophyceae — Rhodophyceae.** Mit 325 Abbild. im Text.  
IV, 439 S. gr. 8° 1922 Gr.-Z. 8.—, geb. 11.—

Inhalt: 9. Phaeophyceae (Ectocarpales, Sphacelariales, Cutleriales, Laminariales, Tilopteridales, Dictyotales, Fucales). 10. Rhodophyceae. Aufbau der vegetativen Organe, Fortpflanzung.

Zeitschrift für Physiologie. Bd. VII, Heft 2/3: . . . . Jedem, der über Algen arbeitet, wird dieses großangelegte Werk ein unentbehrlicher Wegweiser sein.

Oesterreich. botan. Zeitschr. 1905. Nr. 12: . . . eine ungemein wertvolle Zusammenfassung der die Algen betreffenden morphologischen, entwicklungsgeschichtlichen und ökologischen Kenntnisse.

Naturwissenschaftl. Wochenschrift vom 28. Januar 1906: . . . ein musterhaftes Kompendium für jeden, der sich um Algen kümmert oder etwas wissenliches von ihnen zu erfahren wünscht.

# Die Cucurbitaceen

Von

**Prof. Dr. Zimmermann**

Wolfenbüttel

**Heft 1: Beiträge zur Anatomie und Physiologie.** Mit 95 Abbildungen im Text.  
VIII, 204 S. gr. 8° 1922 Gr.-Z. 6.—

In diesem Werke hat der am Landwirtschaftlichen Institut Amani in Deutsch-Ostafrika 18 Jahre tätig gewesene Verfasser die Ergebnisse seiner Untersuchungen über die Familie der Cucurbitaceen niedergelegt. Die Untersuchungen erstrecken sich auch auf anatomische, physiologische, morphologische, biologische und pathologische Fragen, deren Bearbeitung besonders dadurch wertvoll ist, daß der Verfasser die meisten Arten auf der Versuchsstation des Instituts heranzüchtete und in den verschiedenen Entwicklungsstadien beobachten konnte. Die Arbeit beschränkt sich nicht nur auf die in Ostusambara wild wachsenden Arten, sondern auf alle dem Verfasser in der ganzen Kolonie zugänglichen Cucurbitaceen.

**Heft 2: Beiträge zur Morphologie, Anatomie, Biologie, Pathologie und Systematik.** Mit 99 Abbildungen im Text. IV, 185 S. gr. 8° 1922 Gr.-Z. 8.—

Inhalt: 1. Zur Morphologie der vegetativen Organe. 2. Zur Morphologie der reproduktiven Organe. 3. Die Trichome der Blüten. 4. Die Farbstoffe der reproduktiven Organe. 5. Zur Blütenbiologie. 6. Das Verhalten des trachealen Systems an Wundflächen. 7. Über tierische Schädlinge. 8. Fütterungsversuche. 9. Beschreibung neuer Arten und Varietäten.





Neue Veröffentlichungen  
aus dem Verlag von Gustav Fischer in Jena

## Ein Lehrjahr in der Natur

Anregungen zu biologischen Spaziergängen für Wanderer und Naturfreunde

Von

Prof. Dr. Paul Deegener

I. Teil. VIII, 204 S. gr. 8° 1922

Gr.-Z. 3.50, geb. 5.50

Inhalt: 1. Durchs Annatal zum Herrensee nach Strausberg. — 2. Eine Wanderung im April. — 3. Naturfremd. — 4. Ein Maitag bei dem Wolfsmilchspinner. — 5. Im Briesetal bei Birkenwerder. — 6. Im Luch bei Kremmen. — 7. Am Straussee.

II. Teil. 298 S. gr. 8° 1922

Gr.-Z. 4.—, geb. 6.—

Inhalt: 8. Im Brieselang. — 9. Zum Parsteiner See und Plage-Fenn. — 10. Auf dem Großstadtbalkon. — 11. Mit dem »Heimatwanderer« zum Postbruch und Bötze. — 12. Frühherbst im Blumenthal. — 13. Schorfheide. — 14. Naturrätsel. — 15. Im Nebelmond. — 16. Ein nachdenklicher Dezembertag. — Schluß.

Dieses Buch will der Leitung und fruchtbaren Gestaltung biologischer Lehrausflüge dienen, indem es Material und Methoden der Lehrausflüge aus der Praxis heraus behandelt. Das aus praktischen Gründen in zwei Teile gefaßte Werk ist gemeinverständlich, aber streng wissenschaftlich gehalten, und bemüht sich, durch eine keineswegs trockene und lehrhafte Behandlung der Pflanzen und Tiere, vielmehr in engstem Anschluß an tatsächlich durchgeführte biologische Wanderungen, den Ton anzuschlagen, der sich in langjähriger Erfahrung mit Studenten, Volkshochschülern und Wandervereinen bewährt hat. Das Werk entspricht einem dringenden Bedürfnis und dürfte vor allem in Lehrerkreisen lebhaft begrüßt werden.

## Der biologische Lehrausflug

Ein Handbuch für Studierende und Lehrer aller Schulgattungen

Unter Mitwirkung von hervorragenden Fachmännern

herausgegeben

von

Prof. Dr. Walther Schoenichen

Mit 37 Abbildungen im Text. XI, 269 S. gr. 8° 1922

Gr.-Z. 6.—, geb. 9.50

Inhalt: I. Botanik. 1. Botanische Lehrausflüge. Von Dr. Eberh. Ulbrich, Kustos am Botan. Museum Berlin-Dahlem. 2. Führungen im botanischen Garten. Von Prof. Dr. Ludw. Diels, Direktor d. Botan. Gartens zu Berlin-Dahlem. — II. Zoologie. 3. Der zoologische Lehrausflug. Von Dr. Paul Deegener, Prof. a. d. Univers. Berlin. 4. Der ornithologische Lehrausflug. Von Prof. Dr. Bernh. Hoffmann-Dresden. 5. Der entomologische Lehrausflug. Von Prof. Dr. Rich. Vogel, Privatdoz. d. Zoologie a. d. Univers. Tübingen. 6. Führungen im zoologischen Garten. Von Prof. Dr. Walther Schoenichen-Berlin. — III. Allgemeine Biologie. 7. Der hydrobiologische Lehrausflug: I. Binnengewässer. Von Prof. Dr. August Thienemann-Plön. (Mit 37 Abb.) II. Die Meeresküste. Von Dr. Arthur Hagmeier, Kustos a. d. Staatl. Biolog. Anstalt auf Helgoland. 9. Die Untersuchung von Lebensgemeinschaften. Von Oberstudiendir. Prof. Dr. Karl Matzdorff-Berlin. 10. Botanische und zoologische Naturdenkmäler. Von Prof. Carl Schulz-Berlin. — IV. Angewandte Biologie. 11. Der landwirtschaftliche Lehrausflug. Von Prof. Dr. Wilh. Seedorf-Göttingen. 12. Ausflüge in Baumschulen und Gärtnereien. Von Prof. Dr. Paul Graeber-Berlin. 13. Volkstümliche und künstlerische Gartengestaltung. Von Prof. Dr. Ernst Küster-Gießen. 14. Der forstwirtschaftlich-biologische Lehrausflug. Von Geh. Reg.-Rat Dr. Karl Eckstein, Prof. a. d. forstl. Hochschule Eberswalde. 15. Der fischereiwirtschaftliche Lehrausflug. Von Geh. Reg.-Rat Dr. Karl Eckstein, Prof. a. d. forstl. Hochschule Eberswalde. — Sachregister.



*Indert no.*

# ZEITSCHRIFT FÜR BOTANIK

HERAUSGEGEBEN

VON

HANS KNIEP UND FRIEDRICH OLTMANN'S

14. JAHRGANG

HEFT 12



JENA  
VERLAG VON GUSTAV FISCHER  
1922

---

Monatlich erscheint ein Heft

---

Alle für die Zeitschrift bestimmten Sendungen (Manuskripte, Bücher usw.)  
bitten wir zu richten an

Herrn Geh. Hofrat Prof. Dr. Oltmanns, Freiburg i. Br., Jacobistr. 23

# Inhalt des zwölften Heftes.

I. Titel, Autoren- und Sach-Register für Jahrgang 14.

Originalarbeiten, die den Umfang von drei Druckbogen (48 Seiten) überschreiten, können in der »Zeitschrift für Botanik« in der Regel nur dann aufgenommen werden, wenn die Verfasser für die drei Bogen überschreitende Seitenzahl die Kosten tragen. Jede lithographische Tafel wird als ein Bogen gerechnet.

Verlag von Gustav Fischer in Jena. Neuerscheinung

## Botanische Abhandlungen

Herausgegeben von

**Dr. K. Goebel**

Professor an der Universität Münden

Heft 1:

## Gesetzmäßigkeiten im Blattaufbau

Von

**Dr. K. Goebel**

Herausgegeben mit Unterstützung der bayrischen  
Akademie der Wissenschaften

Mit 25 Abbildungen im Text

78 S. gr. 8°

1922

Gr.-Z. 2.—

Die „Botanischen Abhandlungen“ bringen in zwangloser Folge Arbeiten aus dem Gebiete der allgemeinen Botanik, die durch ihren Umfang für Zeitschriften zu groß sind (5—10 Bogen). Die im Heft 1 vom Herausgeber K. Goebel mitgeteilten Untersuchungen gehen von der Frage aus, ob sich in der Anordnung der „Blattnerven“ und der Spaltöffnungen Gesetzmäßigkeiten erkennen lassen; sie sind gleichzeitig eine wesentliche Ergänzung zu den Ausführungen des Verf. über den gleichen Gegenstand in seiner „Organographie“.

Soeben erschien:

Verzeichnis Nr. 42

### „Naturwissenschaftliche Bücher“

aus dem Verlag von Gustav Fischer in Jena

20 S. gr. 8° 1922

Verzeichnis Nr. 43

### „Neue botanische Literatur“

aus dem Verlag von Gustav Fischer in Jena

zugleich Nachtrag zu dem 1920 herausgegebenen größeren Verlagsverzeichnis  
„Botanik“ 16 S. gr. 8° Herbst 1922

Zusendung erfolgt kostenlos durch jede Buchhandlung oder vom Verlag.



# Neue Veröffentlichungen aus dem Verlag von Gustav Fischer in Jena

*Der Preis für die angezeigten Bücher ergibt sich durch Vervielfältigung der hinter dem Titel stehenden Grundzahl (Gr.-Z.) mit der jeweils geltenden und je nach dem Marktwert sich verändernden Schlüsselzahl (S.-Z.). Die für gebundene Bücher sich ergebenden Preise sind nicht verbindlich. — Bei Lieferung nach dem Auslande erfolgt Berechnung in der Währung des betreffenden Landes.*

## Populäre biologische Vorträge

Von

**Dr. Hans Molisch**

o. ö. Prof. und Direktor des pflanzenphysiologischen Instituts a. d. Universität Wien.

**Zweite, durchgesehene und erweiterte Auflage**

Mit 71 Abbildungen. IV, 306 S. gr. 8° 1922

**Gr.-Z. 3.—, geb. 5.50**

**Inhalt:** 1. Goethe als Naturforscher. 2. Eine Wanderung durch den javanischen Urwald. 3. Reiseerinnerungen aus China und Japan. 4. Das Leuchten der Pflanzen. (Mit 8 Abbild.) 5. Warmbad und Pflanzentreiberei. (Mit 4 Abbild.) 6. Ultramikroskop und Botanik. (Mit 1 Abbild.) 7. Das Erfrieren der Pflanzen. (Mit 7 Abbild.) 8. Über den Ursprung des Lebens. 9. Das Radium und die Pflanze. 10. Der Naturmensch als Entdecker auf botanischem Gebiete. 11. Der Scheintod der Pflanze. 12. Die Verwertung des Abnormen und Pathologischen in der Pflanzenkultur. 13. Biologie des atmosphärischen Staubes (Aëroplankton). 14. Die Wärmeentwicklung der Pflanze. 15. Über die Herstellung von Photographien in einem Laubblatte. 16. Über die Kunst, das Leben der Pflanze zu verlängern. 17. Botanische Paradoxa. 18. Goethe, Darwin und die Spiraltendenz im Pflanzenreiche. 19. Das lebende Reagens. — Autoren-Verzeichnis.

Zeitschrift f. Garten- und Obstbau, 1920, Nr. 4: ... Die in diesem Buche gesammelten Vorträge behandeln Themen recht verschiedener Art. Für den Gärtner werden in erster Linie solche von Wichtigkeit sein, wie „Warmbad und Pflanzentreiberei“, „Das Erfrieren der Pflanzen“, „Der Scheintod der Pflanze“, „Die Verwertung des Abnormen und Pathologischen in der Pflanzenkultur“, wie auch „Über die Kunst, das Leben der Pflanzen zu verlängern“. Aber auch die anderen Vorträge sollte jeder lesen, der sich mit dem wissenschaftlichen Geiste unserer Zeit vertraut machen will. Das Buch sei einem jeden empfohlen, der sich für Biologie im weitesten Sinne interessiert.

C. S.

## Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie

Von

**Dr. Julius Schaxel**

Professor f. Zoologie und Vorstand der Anstalt f. experimentelle Biologie der Universität Jena

**Zweite, neubearbeitete und vermehrte Auflage**

VIII, 367 S. gr. 8° 1922

**Gr.-Z. 7.50.—, geb. 10.50**

**Inhalt:** Einleitung. — I. Der Theoriegehalt der Biologie. 1. Darwinismus. 2. Phylogenie. 3. Entwicklungsmechanik. 4. Vererbungslehre. 5. Physiologie. 6. Mechanistisch-vitalistische Grenzgebiete. 7. Kategorischer Vitalismus. 8. Intuitiver Vitalismus. — II. Die Grundauffassungen vom Leben. 9. Historische und philosophische Vorarbeit. 10. Die energische Grundauffassung. 11. Die historische Grundauffassung. 12. Die organische Grundauffassung. 13. Geschichte und Verhältnis der Grundauffassungen. — III. Empirische und theoretische Biologie. 14. Die Grundlegung des Gefüges der Begriffe und Fragen. 15. Die Wissenschaft von den organischen Bildungen. 16. Die Wissenschaft vom organischen Verhalten. 17. Die Wissenschaft von den organischen Beziehungen. 18. Allgemeine Biologie. — Schriften-, Sachen- und Namenverzeichnis.

Neue Zürcher Zeitung, 7. Febr. 1919: ... ein Buch, das auf lange Zeit hinaus zur wichtigsten Literatur der Lebenswissenschaften gehören wird. Adolf Koelsch





Neue Veröffentlichungen  
aus dem Verlag von Gustav Fischer in Jena

## Ein Lehrjahr in der Natur

Anregungen zu biologischen Spaziergängen für Wanderer und Naturfreunde

Von

Prof. Dr. Paul Deegener

I. Teil. VIII, 204 S. gr. 8° 1922

Gr.-Z. 3,50, geb. 5,50

Inhalt: 1. Durchs Annatal zum Herrensee nach Strausberg. — 2. Eine Wanderung im April. — 3. Naturfremd. — 4. Ein Maitag bei dem Wolfsmilchspinner. — 5. Im Briesetal bei Birkenwerder. — 6. Im Luch bei Kremmen. — 7. Am Straussee.

II. Teil. 298 S. gr. 8° 1922

Gr.-Z. 4.—, geb. 6.—

Inhalt: 8. Im Brieselang. — 9. Zum Parsteiner See und Plage-Fenn. — 10. Auf dem Großstadtbalkon. — 11. Mit dem »Heimatwanderer« zum Postbruch und Bötze. — 12. Frühherbst im Blumenthal. — 13. Schorfheide. — 14. Naturrätsel. — 15. Im Nebelmond. — 16. Ein nachdenklicher Dezembertag. — Schluß.

Dieses Buch will der Leitung und fruchtbaren Gestaltung biologischer Lehrausflüge dienen, indem es Material und Methoden der Lehrausflüge aus der Praxis heraus behandelt. Das aus praktischen Gründen in zwei Teile gefaßte Werk ist gemeinverständlich, aber streng wissenschaftlich gehalten, und bemüht sich, durch eine keineswegs trockene und lehrhafte Behandlung der Pflanzen und Tiere, vielmehr in engstem Anschluß an tatsächlich durchgeführte biologische Wanderungen, den Ton anzuschlagen, der sich in langjähriger Erfahrung mit Studenten, Volkshochschülern und Wandervereinen bewährt hat. Das Werk entspricht einem dringenden Bedürfnis und dürfte vor allem in Lehrerkreisen lebhaft begrüßt werden.

## Der biologische Lehrausflug

Ein Handbuch für Studierende und Lehrer aller Schulgattungen

Unter Mitwirkung von hervorragenden Fachmännern

herausgegeben

von

Prof. Dr. Walther Schoenichen

Mit 37 Abbildungen im Text. XI, 269 S. gr. 8° 1922

Gr.-Z. 6.—, geb. 9,50

Inhalt: **I. Botanik.** 1. Botanische Lehrausflüge. Von Dr. Eberh. Ulbrich, Kustos am Botan. Museum Berlin-Dahlem. 2. Führungen im botanischen Garten. Von Prof. Dr. Ludw. Diels, Direktor d. Botan. Gartens zu Berlin-Dahlem. — **II. Zoologie.** 3. Der zoologische Lehrausflug. Von Dr. Paul Deegener, Prof. a. d. Univers. Berlin. 4. Der ornithologische Lehrausflug. Von Prof. Dr. Bernh. Hoffmann-Dresden. 5. Der entomologische Lehrausflug. Von Prof. Dr. Rich. Vogel, Privatdoz. d. Zoologie a. d. Univers. Tübingen. 6. Führungen im zoologischen Garten. Von Prof. Dr. Walther Schoenichen-Berlin. — **III. Allgemeine Biologie.** 7./8. Der hydrobiologische Lehrausflug: I. Binnengewässer. Von Prof. Dr. August Thienemann-Plön. (Mit 37 Abb.) II. Die Meeresküste. Von Dr. Arthur Hagmeier, Kustos a. d. Staatl. Biolog. Anstalt auf Helgoland. 9. Die Untersuchung von Lebensgemeinschaften. Von Oberstudiendirektor Prof. Dr. Karl Matzdorff-Berlin. 10. Botanische und zoologische Naturdenkmäler. Von Prof. Carl Schulz-Berlin. — **IV. Angewandte Biologie.** 11. Der landwirtschaftliche Lehrausflug. Von Prof. Dr. Wilh. Seedorf-Göttingen. 12. Ausflüge in Baumschulen und Gärtnereien. Von Prof. Dr. Paul Graeber-Berlin. 13. Volkstümliche und künstlerische Gartengestaltung. Von Prof. Dr. Ernst Küster-Gießen. 14. Der forstwirtschaftlich-biologische Lehrausflug. Von Geh. Reg.-Rat Dr. Karl Eckstein, Prof. a. d. forstl. Hochschule Eberswalde. 15. Der fischereiwirtschaftliche Lehrausflug. Von Geh. Reg.-Rat Dr. Karl Eckstein, Prof. a. d. forstl. Hochschule Eberswalde. — Sachregister.

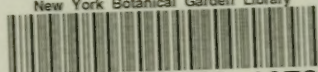








New York Botanical Garden Library



3 5185 00280 1072



